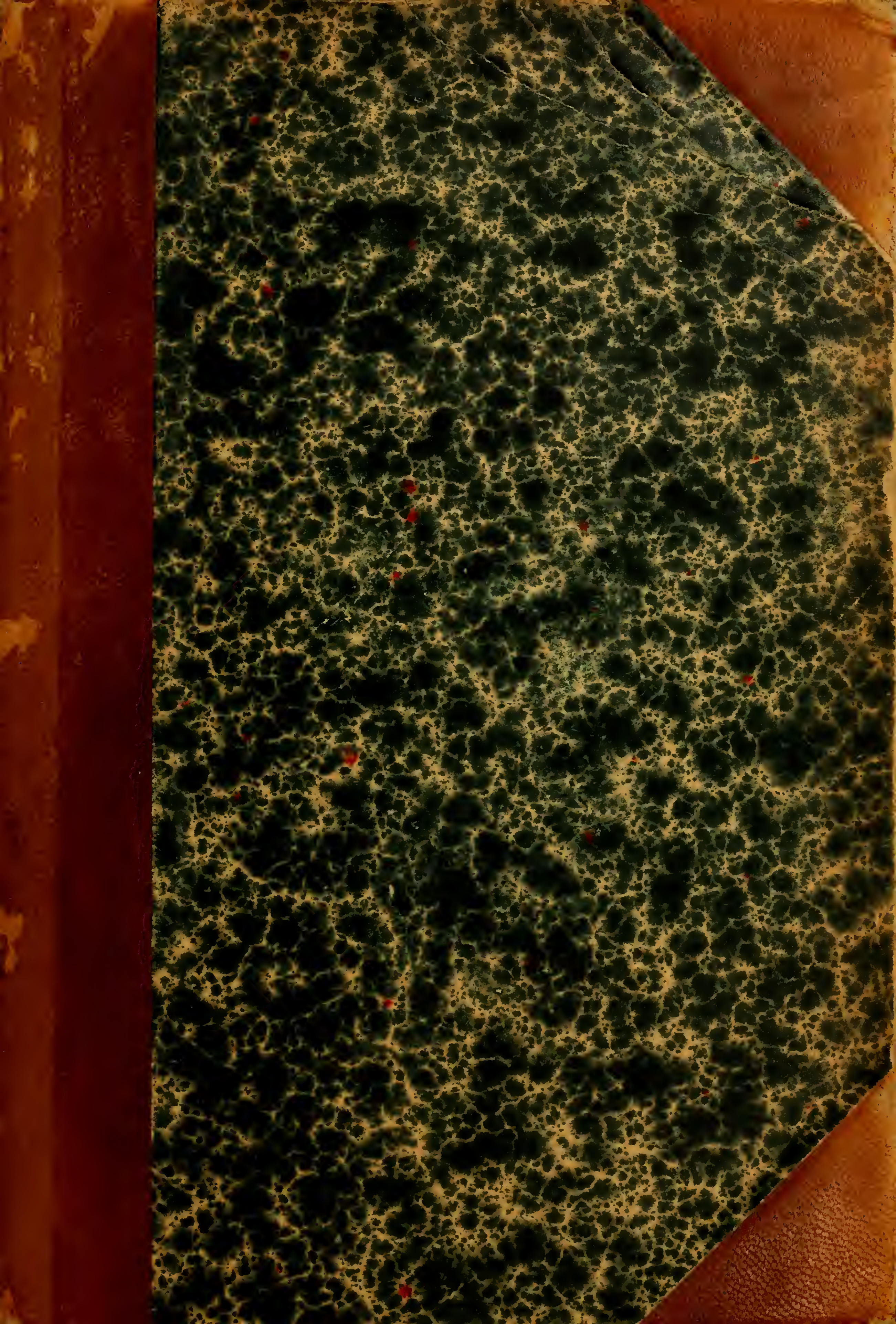












ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE



ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE CLUJ
DIRECTEUR DE L'INSTITUT DE SPÉOLOGIE

TOME 59

PARIS
LIBRAIRIE H. LE SOUDIER
174, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 174

Tous droits réservés

1920



TABLE DES MATIÈRES

du tome cinquante-neuvième

(654 pages, XVIII planches, 344 figures)

Notes et Revue

(3 numéros, 91 pages, 72 figures,)

Numéro 1

(Paru le 10 juin 1920. — Prix : 2 francs.)

Numéro 2

(Paru le 10 juillet 1920. — Prix : 8 francs.)

Numéro 3

(Paru le 25 août 1920. — Prix : 3 francs.)

Fascicule 1

(Paru le 15 mars 1920. — Prix : 75 francs.)

Fascicule 1 bis

(Ce fascicule ne peut être vendu séparément ;
il doit être fourni gratuitement aux acheteurs du fascicule 1.)

16203

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 2

(Paru le 25 avril 1920. — Prix : 4 francs.)

Fascicule 3

(Paru le 1er juillet 1920. — Prix : 8 francs.)

Fascicule 4

(Paru le 3 septembre 1920. — Prix : 3 francs.).

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. Bellenand — 29 (1) 3.

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA
Professeur à l'Université de Cluj
Directeur de l'Institut de Spéologie

Tome 59. NOTES ET REVUE *Numéro 1.*

I

LA COURONNE ÉQUATORIALE CILIÉE DE LA TROCHOSPHÈRE CHEZ *PROTULA MEILHACI*

PAR

A. SOULIER

Professeur-adjoint à la Faculté des Sciences de Montpellier.

Reçu le 6 novembre 1919.

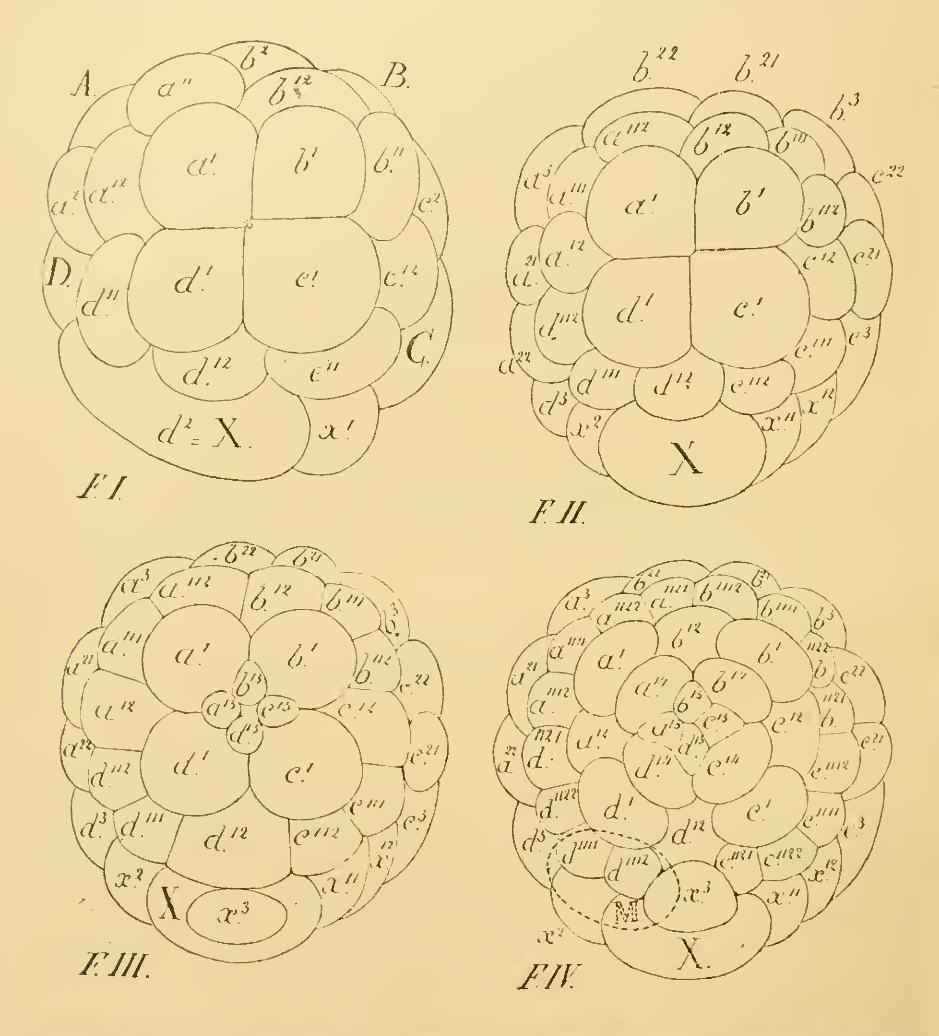
Aux dépens des quatre cellules *A*, *B*, *C*, *D*, qui constituent le blastoderme, se forment quatre micromères a^1, b^1, c^1, d^1. L'apparition de deux nouveaux plans de segmentation verticaux, le quatrième et le cinquième, détermine la formation de huit cellules nouvelles a^2, b^2, c^2, d^2 et a^{11}, b^{11}, c^{11}, d^{11}. Le blastoderme se compose alors de seize cellules. Peu après la formation de seize autres cellules a^{12}, d^{12}, a^3-d^3, a^{112}-d^{112}, a^{22}-d^{22} élève le nombre des éléments à trente-deux. A cette énumération, il faut ajouter x^2 et x^{12} apparus d'une façon prématurée[1]. Le nombre total des cellules de segmentation est donc à ce moment de trente-quatre (fig. II).

1. A. SOULIER. — Irrégularités de la segmentation chez *Protula* (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 1911 (5) T. VII, *Notes et Revue* N° 2).

Le cinquième stade de segmentation (trente-deux cellules) chez *Protula-Meilhaci* (*Archives*, etc., 1917. T. 56. *Notes et Revue* N° 4 X).

La croix et la rosette chez *Protula Meilhaci* (*Arch. etc.*, 1918. T. 57. *Notes et Revue*, N° 1, III).

La segmentation se continue par la formation de x^3 et de quatre cellules qui se développent aux dépens de a^1-d^1, suivant une spirale enroulée à gauche, à savoir les éléments a^{13}, b^{13}, c^{13}, d^{13} (fig. III). Ces cellules sont caractérisées par leurs faibles dimensions et leur situation. Elles se dis-



F. I. F. II. F. III. F. IV.

posent de telle sorte qu'elles sont en contact au niveau du pôle animal, c'est-à-dire au point où se trouvaient, et où peuvent se trouver encore, les globules polaires. Le sens spiral gauche, suivant lequel elles se développent et se déplacent, est particulièrement net, et chacune des cellules nouvellement formées s'établit définitivement au niveau de l'élément qui lui a donné naissance et de l'élément placé à la gauche de ce dernier,

par exemple a^{13} est en contact avec a^1 et d^1, etc. La disposition régulière affectée par ces quatre cellules est connue sous le nom de *rosette*. Cette dernière forme une partie de l'ébauche du cerveau larvaire, ébauche qui se complète grâce à l'adjonction de quatre nouvelles cellules a^{14}-d^{14}, issues de a^1-d^1 (fig. IV). Les éléments a^{14}-d^{14} se développent en direction apicale et se disposent autour du pôle apical de façon symétrique. Ils ne se forment donc pas selon le mode spiral, mais d'après le mode bilatéral. Par suite de la formation de a^{14}-d^{14}, les cellules a^1-d^1 perdent leur contact réciproque, s'écartent l'une dé l'autre et se disposent dans le prolongement de a^{14}-d^{14}. L'ensemble des éléments a^1-d^1 et a^{14}-d^{14} présente ainsi l'aspect d'une *croix*.

Mais la région apicale n'est pas la seule à se modifier et la région équatoriale se modifie, elle aussi, par suite de la naissance de nouveaux éléments formés aux dépens de a^{11}-d^{11}. Ces quatre derniers, que Wilson, chez *Nereis*, a désignés sous le nom de *trochoblastes*, se multiplient et fournissent les cellules qui portent les cils de la couronne équatoriale de la trochosphère. L'apparition des dérivés des trochoblastes donne un aspect tout autre à la région équatoriale, ainsi qu'on le voit sur les figures. Au moment où elles se forment, les quatre cellules a^{12}-d^{12} (*cellules intermédiaires*) sont régulièrement disposées entre les éléments a^{11}-d^{11} (fig. I). Les cellules a^1-d^1 se trouvent en contact périphériquement avec un petit nombre d'éléments qui sont uniquement des trochoblastes et des cellules intermédiaires : la cellule a^1, par exemple, se trouve en contact avec le trochoblaste a^{11} et les cellules intermédiaires a^{12}, b^{12}, etc. L'ensemble des quatre trochoblastes et des quatre cellules intermédiaires est ainsi disposé en ceinture autour du groupe central a^1-d^1. Le nombre des cellules de cette ceinture s'accroît par suite de la division de a^{11}-d^{11} en a^{111}, a^{112}, etc., d^{111}, d^{112} (fig. II) et la ceinture est alors constituée par douze cellules. Chacun des éléments a^1-d^1 se trouve dès lors en contact périphériquement avec un nombre plus considérable de cellules. La cellule a^1, par exemple, est en contact avec les cellules intermédiaires a^{12}, b^{12} et avec a^{111}, a^{112}, dérivées des trochoblastes. Toutefois la disposition générale de l'ensemble reste la même, et la ceinture formée par les douze cellules dont il est question entoure toujours le groupe central a^1-d^1.

Les huit cellules a^{111}-d^{111}, a^{112}-d^{112} (fig. II, fig. III) dérivés des quatre trochoblastes ne tardent pas à se segmenter à nouveau, selon des plans méridiens, d'où seize cellules (fig. IV) a^{1111}-d^{1111}, a^{1112}-d^{1112}, a^{1121}-d^{1121} a^{1122}-d^{1122}. Ces seize cellules seules sont appelées à former la couronne

équatoriale ciliée de la larve trochophore, à l'exclusion des quatre éléments a^{12}-d^{12} qui n'entrent en rien dans la constitution de cette couronne.

Au moment où apparaissent ces seize cellules, l'aspect du blastoderme s'est complètement modifié. La croix et la rosette se sont formées. L'apparition des nouveaux éléments qui entrent dans la constitution de ces deux formations, l'apparition des huit dernières cellules dérivées des trochoblastes, enfin l'apparition de x^3 ont comme conséquences une transformation complète de toute la région apicale du blastoderme. En effet, au moment où prennent naissance la rosette et la croix, les cellules a^1-d^1, s'écartent l'une de l'autre et perdent leur contact réciproque. Il se forme ainsi un espace libre entre deux cellules voisines du groupe a^1-d^1. Les cellules intermédiaires a^{12}-d^{12} se glissent en se déformant dans les espaces libres délimités par les bras de la croix : a^{12} s'insinue entre a^1 et d^1, etc. Au moment où la cellule x^3 se détache de X, elle se trouve placée au-dessous de d^{12}. Ce dernier élément s'intercale entre c^1 et d^1. La cellule x^3 suit ce mouvement et entre par suite en relation avec c^{1121} et d^{1112}. Elle repousse ou paraît repousser l'élément d^{12}. Les cellules intermédiaires a^{12}-d^{12} ne se trouvent donc plus au même niveau que les cellules dérivées des trochoblastes et la ceinture régulière de la fig. III se disloque peu à peu par suite de la pénétration de ces cellules intermédiaires dans les angles que forment entre eux les bras de la croix. D'autre part, au moment où s'effectue la division de a^{111} en a^{1111} et a^{1112}, de a^{112} en a^{1121} et a^{1122}, etc., les seize cellules ainsi formées se trouvent en contact avec a^1-d^1 et débordent les cellules intermédiaires. L'ensemble est disposé en une ceinture qui entoure non seulement les éléments de la croix et de la rosette, mais aussi les quatre cellules intermédiaires a^{12}-d^{12}, lesquelles, après avoir abandonné leur situation première, se sont rapprochées du pôle apical.

En résumé, dans la fig. III, les cellules intermédiaires font partie de la ceinture de douze cellules entourant la région apicale. Dans la fig. IV, cette ceinture se modifie et se compose de seize cellules uniquement dérivées des trochoblastes. Elles sont destinées à former la couronne ciliée à l'exclusion des quatre cellules intermédiaires.

Il est à remarquer que l'absence de cils, sur la ligne médiane dorsale de la couronne ciliée correspond à la région occupée par la cellule intermédiaire d^{12} et par x^3, c'est-à-dire en un point dépourvu de cellules dérivées des trochoblastes.

II

SUR LES INCLUSIONS DES CELLULES GRASSES DES INSECTES PENDANT LA MÉTAMORPHOSE

PAR

CHARLES PÉREZ

Professeur-adjoint à la Faculté des Sciences de Paris.

Reçu le 15 janvier 1920.

M. A. CH. HOLLANDE a publié en 1914, dans le tome 53 de ces *Archives*, un mémoire sur les inclusions des cellules grasses, chez les chenilles de Vanesses. Ce travail appelle de ma part quelques remarques, que les événements m'ont obligé à différer jusqu'ici, mais qui me paraissent nécessaires pour éviter tout malentendu.

Examinant les travaux de ses prédécesseurs sur des questions connexes, HOLLANDE cite (**1914**, p. 569-570), en les opposant l'un à l'autre, deux passages de mes publications. Pour éviter des redites inutiles, je ne répéterai ici de ces citations que les phrases essentielles à la discussion.

Le premier passage, pris dans mon mémoire sur les Mouches (**1910**, p. 214), se réduit en somme à cette affirmation : « Bien évidemment, c'est au liquide sanguin qui la baigne que la cellule emprunte les éléments de ses granules éosinophiles, comme auparavant elle lui a emprunté la substance de ses gouttelettes grasses. »

Le second passage est pris dans mon mémoire sur les Guêpes (**1911**, p. 37) : « Une chose, en tout cas, est manifeste, c'est la diminution relative de la graisse pendant que les cellules se chargent ainsi progressivement d'inclusions albuminoïdes. Comme chez les Mouches, il paraît y avoir utilisation de la graisse dans la synthèse de ces boules dites albuminoïdes et dont la nature complexe rappelle sans doute plutôt la composition chimique des substances vitellines.»

Et HOLLANDE ajoute (p. 570) : « Comme on le voit, PÉREZ, après avoir supposé (1910) que la cellule adipeuse des insectes (Mouches) absorbait directement du sang des substances albuminoïdes en voie de digestion, substances qu'elle met en réserve dans son protoplasme sous une forme figurée, émet l'hypothèse en 1911 que les inclusions albuminoïdes des cellules adipeuses (Guêpes) pourraient se former aux dépens de la graisse des cellules. »

Présentées de cette façon, les deux courtes citations apparaissent en effet plus ou moins contradictoires ; mais je prierai le lecteur de vouloir bien se reporter au texte *in extenso* de mes mémoires ; il verra qu'il s'agit de deux sujets en somme assez différents.

Dans le passage en question de mon mémoire sur les Mouches, je discute une opinion de BERLESE (1899-1910). Cet auteur a interprété de la façon suivante la formation des inclusions sphériques « albuminoïdes » des cellules grasses. Au début de la métamorphose, la rupture des parois du tube digestif amène l'extravasation, dans la cavité générale, du contenu intestinal, c'est-à-dire des matières alimentaires absorbées par l'asticot pendant les derniers temps de sa vie active, et déjà liquéfiées en un plasma coagulable ; celui-ci serait englobé tel quel par les cellules grasses, puis transformé en boules à pseudonucléi, sous l'influence des enzymes secrétées par le noyau même de ces cellules. Ultérieurement le même processus se répèterait avec un nouveau plasma, provenant de l'histolyse des muscles.

C'est cette interprétation que je conteste, et je dis (1910, p. 213) : « Il n'y a jamais rupture de la continuité dans les membranes limitantes de cet organe (le tube digestif), et il ne peut y avoir à aucun moment cet épanchement, admis par BERLESE, du contenu intestinal dans les espaces de la cavité du corps. Les derniers aliments digérés passent exclusivement par osmose. » Et plus loin (p. 214) : « Dans mes préparations, je n'ai jamais rien vu qui pût être interprété comme une absorption, par la cellule grasse, de quelque chose de figuré, primitivement extérieur à elle. » Cette phrase précède immédiatement la citation faite par HOLLANDE et rappelée plus haut : « Bien évidemment, etc. » ; elle éclaire particulièrement le sens qu'il faut donner à cette citation. Non, les cellules grasses n'englobent pas telle quelle une substance répandue autour d'elles ; elles absorbent par osmose, à travers leur membrane, quelque chose qui est dans le sang ; ce n'est pas une substance « en voie de digestion », comme me le fait dire HOLLANDE, mais une substance déjà digérée et

assimilable qui a, elle-même, antérieurement traversé par osmose les parois du tube digestif. C'est avec cette substance que, par une activité synthétique propre, la cellule adipeuse fabrique ses inclusions « albuminoïdes » figurées. Au reste voici le passage tout entier :

« Dans mes préparations, je n'ai jamais rien vu qui pût être interprété comme une absorption, par la cellule grasse, de quelque chose de figuré, primitivement extérieur à elle. Bien évidemment, c'est au liquide sanguin qui la baigne que la cellule emprunte les éléments de ses granules éosinophiles, comme auparavant elle lui a emprunté la substance de ses gouttelettes grasses. Mais, dans un cas comme dans l'autre, l'absorption se fait sous forme hydrolysée, invisible dans les préparations, et la forme figurée est le résultat manifeste de l'activité cellulaire : condensation moléculaire qui correspond à la mise en réserve. Bien vraisemblablement le noyau a, dans ce processus, comme dans toute l'activité physiologique de la cellule, un rôle actif ; mais bien loin de croire, avec BERLESE, que son action consiste à digérer une substance prise à l'extérieur, et à l'emmagasiner dans la cellule sous forme peptonisée, je pense, tout au contraire, que nous sommes ici en présence d'un phénomène analogue à celui de toutes les mises en réserve : l'absorption d'un élément peptonisé, et sa condensation dans la cellule, suivant un processus chimique qui est juste l'inverse de la digestion. »

La seconde citation est relative à une question assez différente. Il vient d'être rappelé que les cellules du corps gras des Insectes métaboles accumulent en elles : d'une part, des gouttelettes de graisses neutres, noircissant par l'acide osmique ; d'autre part, des inclusions éosinophiles, dites boules albuminoïdes, mais de nature plus analogue sans doute à celle de tablettes vitellines. Or, pendant la nymphose, chez les divers Insectes que j'ai étudiés à ce point de vue, on constate une diminution relative de la graisse par rapport aux granulations éosinophiles ; au contraire, à la fin de la nymphose et pendant les premiers temps de la vie imaginale, c'est le phénomène inverse qui se réalise : les inclusions albuminoïdes disparaissent peu à peu, et ce sont les gouttes de graisse qui redeviennent en revanche plus abondantes. L'opinion que j'ai suggérée pour rendre compte de ces deux processus inverses, est que la graisse peut être *un* des éléments utilisés par la cellule dans la synthèse des boules albuminoïdes, qu'ensuite elle peut être *un* des éléments résultant de la digestion de ces mêmes inclusions.

Ainsi, dans mon mémoire sur les Mouches (**1910**, p. 219), je dis : « Dans les préparations aux liqueurs osmiques, la graisse apparaît comme une gangue qui empâte les inclusions albuminoïdes, et il semble bien que sa proportion relative diminue. Peut-être est-elle partiellement employée dans la formation des gouttelettes nouvelles de réserve, que j'ai à plusieurs reprises appelées albuminoïdes, mais qui ont sans doute une constitution complexe, analogue à celle des plaquettes vitellines, dont elles jouent pour ainsi dire le rôle dans l'évolution ultérieure de l'histogénèse imaginale. » Et plus loin (p. 229) : « Au fur et à mesure que l'histogénèse imaginale s'achève, la croissance des organes nouveaux emploie les réserves accumulées : les inclusions albuminoïdes disparaissent aussi peu à peu des cellules grasses... On voit aussi souvent réapparaître à ce moment dans les cellules grasses de nombreuses mailles cytoplasmiques enveloppant les logettes de gouttes grasses disparues (dissoutes par les réactifs) ; soit que la disparition (résorption) des inclusions albuminoïdes fasse simplement réapparaître avec plus de netteté la graisse auparavant masquée par elle, ou que la graisse soit une des étapes transitoires, un des produits partiels de la digestion des albuminoïdes. En un mot, les cellules grasses larvaires terminent leur rôle comme organe de réserve, en redissolvant elles-mêmes à leur intérieur les gouttelettes figurées qu'elles avaient d'abord élaborées. »

C'est sur cette même interprétation que je reviens dans mon mémoire sur les Guêpes (**1911**, p. 37) : « Une chose, en tout cas, est manifeste.. » C'est la citation faite par Hollande, et rappelée plus haut. Et plus loin j'ajoute (p. 43-44) : « Les cellules qui persistent continuent alors à présenter, pendant la fin de la nymphose, les phénomènes de digestion de leurs réserves, que nous avons déjà signalés chez les jeunes nymphes, à propos des cellules phagocytées, c'est-à-dire que, par un processus, semble-t-il, inverse de celui qui, à la fin de la vie larvaire, a accumulé en elles des globules albuminoïdes et fait disparaître la graisse, maintenant, au contraire, les globules albuminoïdes vont progressivement disparaître à leur tour, en faisant place de nouveau à une proportion croissante de graisse. »

Il n'y a donc là rien qui s'oppose à l'opinion rappelée dans la première partie de cette discussion. Il s'agit de deux points différents et qui peuvent se résumer de la façon suivante : d'une part, tout ce qui apparaît sous forme figurée dans la cellule grasse provient d'éléments empruntés par elle au milieu sanguin qui la baigne ; d'autre part, la cellule peut utiliser

des substances déjà mises en réserve (graisses neutres) dans l'élaboration de substances plus complexes (globules dits albuminoïdes). Mais je n'ai jamais eu l'opinion, alléguée par HOLLANDE si je comprends bien son texte, que les globules albuminoïdes soient exclusivement formés « aux dépens de la graisse des cellules ». Il est bien évident que ces graisses neutres, corps ternaires, sont dépourvues de certains éléments, comme l'azote, le phosphore, etc., essentiels à la constitution de globules analogues à des tablettes vitellines. Ces substances, qui vont s'adjoindre à la graisse pour constituer des réserves plus complexes, la cellule doit évidemment les emprunter à l'extérieur, c'est-à-dire encore au liquide sanguin. Au début de la métamorphose ces substances peuvent en particulier provenir de la digestion des tissus histolysés, et inversement, à la fin de la nymphose, quand les cellules adipeuses digèrent et résorbent leurs inclusions complexes, on conçoit que les matières albuminoïdes, phosphorées, etc., résultant de cette digestion, quittent les cellules sous forme dissoute et, remises en circulation dans le plasma sanguin, aillent contribuer à l'achèvement de l'histogénèse imaginale, tandis que les graisses neutres restent à l'intérieur des cellules.

Dans le même travail, HOLLANDE conteste (p. 561, 574) la qualification de *rein d'accumulation* que j'ai attribuée au corps gras pendant la nymphose. Son argumentation se fonde principalement sur des expériences où il a injecté, à des chenilles ou des chrysalides de Vanesses, à divers âges de leur développement, des urates de soude ou d'ammoniaque, et où il a vu ces urates constamment éliminés par les tubes de Malpighi, à l'exclusion des cellules du corps gras. Si dans ces dernières on observe des urates, c'est qu'elles les ont elles-mêmes fabriqués ; ils ne proviennent pas d'une épuration du sang. Je ne discuterai pas le cas de ces Lépidoptères, que je n'ai pas étudiés ; je me bornerai à faire remarquer que les expériences de HOLLANDE nous montrent, chez les Vanesses, la persistance de l'activité excrétrice des tubes de Malpighi pendant la nymphose ; elles ne nous renseignent en rien sur ce qui se passerait si, d'une façon ou d'une autre, l'activité physiologique normale de ces tubes était supprimée ou ralentie. Or, tel est manifestement le cas d'autres Insectes, les Fourmis par exemple, où les tubes de Malpighi cessent bien de fonctionner, puisqu'ils disparaissent totalement ; ou encore les Mouches, où ces tubes passent par un état transitoire, de dédifférenciation histologique, accompagné d'un arrêt de fonctionnement.

La nymphose est, pour ces Insectes, une période pendant laquelle sont suspendues, non seulement l'évacuation des urates à l'extérieur du corps, mais même leur extraction du sang par les tubes de Malpighi. Au contraire, à la fin de la métamorphose, quand les tubes de Malpighi recommencent à fonctionner, on assiste à une véritable débâcle urique, qui accumule dans le rectum cette sorte de méconium dont l'imago se débarrasse presque aussitôt après son éclosion. Etant donné que, chez les Mouches, la reprise de l'activité des tubes de Malpighi et l'excrétion visible d'urates dans leur lumière coïncident justement avec la disparition des urates contenus dans les cellules grasses (pseudonucléi des inclusions albuminoïdes), il me paraît tout à fait justifié d'admettre que les urates éliminés à ce moment par les tubes de Malpighi sont précisément ceux qui étaient jusque-là dans les cellules grasses ; et, que ces cellules aient puisé les urates dans le sang ou qu'elles les aient elles-mêmes fabriqués, il me semble qu'elles méritent bien, par le fait qu'elles ont emmagasiné des urates, le nom de rein d'accumulation.

Paris, 1er décembre 1919.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1899-1901. Berlese, Ant. Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. (*Riv. di Patol. veget. Portici* t. 8-10.)

1914. Hollande (A. Ch). Formations endogènes des cristalloïdes albuminoïdes et des urates des cellules adipeuses des chenilles de *Vanessa Io* et *Vanessa urticae*. (*Arch. Zool. expér. gén.*, t. 53.)

1910. Pérez (Ch.). Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (*Calliphora erythrocephala* Mg.). (*Arch. Zool. expér. gén.* [5] t. 4.)

1911. — Observations sur l'histolyse et l'histogénèse dans la métamorphose des Vespides (*Polistes gallica* L.). (*Mém. Acad. Roy. Belgique* [2], t. 3.)

III

L'AIRE DE DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES ÉCREVISSES DE LA RÉGION DE SUSSAC (HAUTE-VIENNE) ET SES RAPPORTS AVEC LES DONNÉES GÉOLOGIQUES

PAR

JEAN COUÉGNAS
Préparateur de Géologie à la Faculté des Sciences de Poitiers.

Reçu le 27 décembre 1919.

On sait que la géologie a apporté des faits décisifs dans l'explication d'anomalies relatives à la distribution géographique d'animaux et de végétaux. Par contre, la présence de tel ou tel organisme en un certain point a révélé au géologue la présence de roches particulières.

Dans le Limousin, pays réputé granitique et très pauvre en chaux, les écrevisses sont rares et ne se trouvent que dans certains secteurs plus ou moins délimités. Les environs de Sussac constituent l'une de ces régions privilégiées. L'écrevisse, dont le tégument est imprégné d'une forte proportion de sels calcaires (carbonate et phosphate de chaux), doit trouver dans l'eau, surtout au moment de la mue, une certaine quantité de ces sels dissous qui ne peuvent provenir que des roches avoisinantes qui en possèdent. Or, la région de Sussac a la bonne fortune de présenter, au milieu de schistes cristallins, des roches riches en chaux appelées *amphibolites.*

Ces roches, d'un vert noirâtre, sont constituées par des silicates dont l'amphibole est le plus important. Ce minéral qui répond à la formule générale (Mg, Ca, Fe) $SiO^3 + Al^2O^3$, renferme de 13 à 23 0/0 de chaux. Les eaux mises en contact avec les amphibolites se chargent plus ou moins de calcaire et deviennent un milieu propice au développement des écrevisses. Il semble que dans la région limousine l'aire d'extension de ces crustacés soit liée assez étroitement à l'aire de distribution des amphi-

bolites. Il s'en suit que, pratiquement où nous trouvons des amphibolites, il y aura des écrevisses ; réciproquement, si dans un ruisseau il existe ou a existé des écrevisses, nous devons retrouver dans le voisinage immédiat quelque affleurement d'amphibolite. C'est par ce moyen que j'ai été conduit à découvrir dans une zone géologique très spéciale un banc d'amphibolite feldspathique.

En examinant maintenant la feuille de Limoges de la Carte géologique détaillée, au 80.000^{e}, nous voyons dans la partie à l'Est, une bande étroite dirigée N.-S., qui sépare la « Montagne » granitique du *plateau schisteux de Limoges*, c'est la *zone des quartzites*, ou *zone des failles*. A l'Est, absence totale d'amphibolites, tandis qu'à l'Ouest dominent les schistes cristallins, gneiss, micaschistes, leptynites, etc. Une bande allongée et couverte de lentilles d'amphibolites est indiquée vers le milieu de la feuille et se dirige du N.-O. au S.-E., de Linards à Sussac. On observe que les affleurements n'aboutissent pas à la zone des failles et n'y pénètrent jamais. Telle était l'opinion des savants géologues qui ont étudié la région. Celle-ci est arrosée par la Combade qui vient de l'étang de Cros et qui reçoit à droite et à gauche une foule de petits ruisseaux. La carte géologique indique une vallée d'alluvions marquée a^2 sur l'emplacement d'un ruisseau qui vient de Domps et qui traverse en biais la zone bouleversée des failles.

Une enquête auprès des gens du pays m'apprit qu'il n'y avait pas d'écrevisses dans ce ruisseau, mais qu'il y en avait eu autrefois dans le cours inférieur ; elles étaient généralement d'une taille au-dessous de la moyenne. Une extension aussi prononcée à l'Est, à plusieurs kilomètres de la région de Sussac, était surprenante. Il s'agissait d'en découvrir les causes. Une migration vers l'Est ne pouvait être une explication satisfaisante, car il fallait admettre un long séjour des crustacés dans ce ruisseau, c'est-à-dire dans un milieu dépourvu de sels calcaires qui n'est pas naturellement le leur.

L'idée que la zone des amphibolites de Sussac pouvait s'étendre à la bande des quartzites donnait la solution du problème à condition toutefois de trouver dans le vallon a^2 quelque affleurement d'amphibolite. Des recherches nombreuses m'ont enfin amené à trouver le résultat prévu. En septembre, au moment de la baisse des eaux, je pus découvrir dans le lit même du ruisseau, près du village de Rebeyrolle, un affleurement d'amphibolite feldspathique noire présentant des petites plages de calcite.

Ce cas intéressant m'amène à dire que la distribution géographique

des écrevisses de la région de Sussac est subordonnée à celle des amphibolites. Cette loi peut s'étendre *a priori* à toute la région limousine, à l'ouest de la ligne des failles. Il est à prévoir que d'autres gisements de ces roches doivent exister dans ces environs. Dans tous les cas, je signale aux géologues et aux zoologistes ce procédé original et d'utilité double qui servira aussi bien à relever avec exactitude la distribution des amphibolites que l'aire d'extension des écrevisses dans cette partie de l'ouest du Massif Central.

Jean Couégnas,
Preparateur de Géologie à la Faculté des Sciences de Poitiers.

IV

NOTE SUR UNE ESPÈCE NOUVELLE D'HYDROÏDE : *SERTULARELLA SINGULARIS*

PAR

ARMAND BILLARD
Professeur à la Faculté des Sciences de Poitiers.

Reçu le 27 décembre 1919.

L'espèce qui fait l'objet de cette note préliminaire provient de différentes stations de l'expédition hollandaise du « Siboga » et elle est remarquable par l'inconstance de ses caractères, surtout en ce qui concerne la disposition de ses hydrothèques ; c'est pour cette raison que je propose de lui donner le nom de *Sertularella singularis* n. sp.

A l'état jeune la tige est monosiphonique et porte seulement des rameaux alternes, à l'état âgé la tige est polysiphonique et donne naissance à des rameaux et à des branches polysiphoniques à la base ; ces branches portent des rameaux alternes comme la tige. Dans les colonies jeunes les rameaux possèdent le plus souvent des hydrothèques opposées ou sub-opposées (fig. I, *A*) ; parfois cependant il y a tendance à l'alternance, le fond de l'une des hydrothèques correspondant au milieu de la partie soudée de l'hydrothèque opposée.

Dans les colonies âgées, un même rameau montre non seulement des hydrothèques opposées, mais aussi des hydrothèques verticillées par trois (fig. I, *B*) et même par quatre, les verticilles étant en majorité.

Les hydrothèques de la tige sont toujours alternes (fig. I, *A*) ; mais elles sont groupées par trois, les rameaux naissant à la base de l'hydrothèque supérieure du groupe ternaire. Il n'y a pas trace d'articulations sur les tiges, les branches ou les rameaux.

Les hydrothèques sont concrescentes sur un peu plus de la moitié

de leur longueur totale; leur partie soudée est un peu renflée et leur partie libre sub-cylindrique fait avec l'axe un angle voisin d'un droit. Leur orifice est pourvue de quatre dents faibles, il est fermé par un opercule à quatre valves ; au-dessous du bord le périsarque est légèrement épaissi ; très souvent il existe une ou deux stries d'accroissement ; dans les colonies âgées, elles sont en général nombreuses.

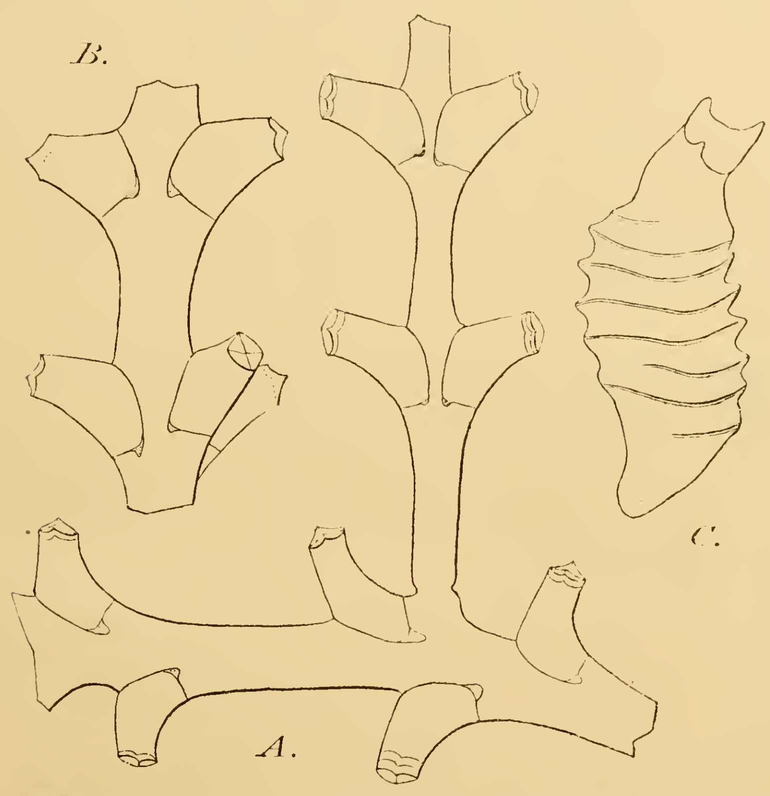


FIG. I. — *Sertularella singularis* n. sp. *A*, partie de tige avec la base d'un rameau (colonie jeune); *B*, partie de rameau (colonie âgée) avec un verticille et une paire d'hydrothèques ; *C*, gonothèque.(× 24).

A la base des hydrothèques caulinaires du côté ventral, il existe un renflement péricarsal bien marqué ; quelquefois de ce renflement part un processus périsarcal transverse qui atteint la paroi ventrale de l'hydrothèque opposée ou se termine librement en se ramifiant plus ou moins ; dans les colonies jeunes, les hydrothèques des rameaux montrent un renflement basal peu accentué et les hydrothèques distales n'en ont pas.

Les gonothèques (fig. I, *C*) de forme générale ovale, dépourvues de pédoncule, sont appliquées contre le rameau par leur face ventrale ; leur

partie distale est légèrement relevée et se termine par un orifice à trois dents : une adcaulinaire et deux latérales ; ces gonothèques sont annelées sur la moitié de leur longueur ou sur presque toute leur étendue.

Cette espèce se distingue de toutes les autres du même genre par l'irrégularité présentée dans la disposition des hydrothèques et montre qu'on ne peut guère se baser sur ce caractère pour établir des coupures génériques naturelles, puisque dans une même colonie et sur le même rameau on trouve des hydrothèques alternes, opposées, verticillées par trois ou par quatre ; c'est donc la forme du bord et la nature de l'opercule, comme l'a établi Levinsen (**1892** et **1913**)[1], qui sont les caractères génériques les plus importants et qui nous ont déterminé à placer cette espèce dans le genre *Sertularella*, bien que les espèces de ce genre aient généralement les hydrothèques alternes, sauf cependant le *Sertularella tamarisca* qui possède des hydrothèques opposées.

1. Levinsen (G. M. R.) Meduser, Ctenophorer og Hydroider fra Groenlands Vestkyst tilligemed Bemærkninger om hydroidernes systematik (Vidensk. Meddel. Naturh. Foren. Kjobenhavn, Bd. 4, 1892, p 14-31, Tab. I) et Systematic studies on the *Sertulariidæ* (Ibid. Bd. 64, 1913, p. 249-321, Pl. IV-V).

V

THE SPORE OF THELOHANIA

PAR

HELEN L. M. PIXELL GOODRICH

D. Sc. Lond.

Reçu le 23 février 1920.

A prawn, *Leander* (*Palaemon*) *serratus*, which I observed in the acquarium tanks at Plymouth last January, had opaque white muscles and seemed obviously infected with *Thelohania octospora* as described by HENNEGUY and THÉLOHAN (**1888**, **1892**, **1894**). On teasing the infected muscle however and examining the parasite in sea water great was my astonishment to find that each of the spores was provided with three long tails (figs I et II). These tails are delicate prolongations of the epispore as found in many Haplosporidia. Inside the sporocyst they are curled round the spores and take up a considerable amount of space. This fact doubtless accounts for the interesting observation recorded by HENNEGUY and THÉLOHAN (**1892**, p. 630), that the refringent spores only occupy part of the cyst in *Th. octospora*. When the sporocyst is only ruptured at one spot a tuft of tails from the enclosed 8 spores often projects through the fissure.

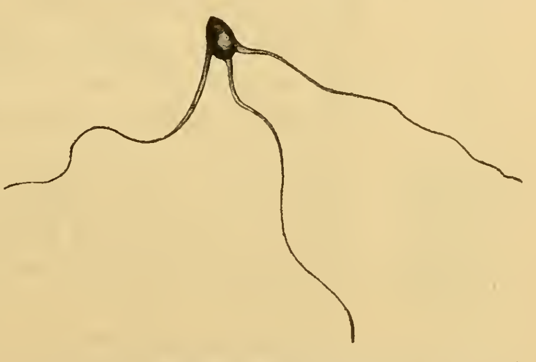


FIG. I. Spore of *Thelohania* drawn from the living at an approximate magnification of 2.000, showing the three tails.

The sporocysts are about 8 µ in diameter and most of the fresh spores are only 3 µ long according to my measurement, though occasionally macroscopores up to 5 or 6 µ are to be found. The tails are about 20 µ

long (figs I and II), flattened out proximally but tapering to very fine ends. They show up more clearly when dilute Iodine solution is run into the preparation and occasionally the polar filament is shot out from the opposite end (fig. II). This thread is of uniform diameter throughout its length of 30-40 μ, thereby differing from the tails which are wider proximally. Ordinary blue black ink is an excellent stain for showing up the delicate tails of these spores as was found also for *Lithocystis* and *Urospora* (PIXELL GOODRICH, **1915** *a*). Iron haematoxylin also stains the tails but is very easily washed out of them with iron alum solutions, and they only show faintly, if at all, after using the ordinary counter stains. Consequently in differentiated films mounted in a refractile medium such as Canada balsam, the tails are practically invisible. Similarly they stain so faintly with Giemsa's mixture, even after many hours, that they are again very easily overlooked. These facts account perhaps for their not having been described by earlier observers, for there can be no doubt, I think, that the parasite is *Thelohania octospora*. One wonders whether possibly there may not be tailed spores in some other species of *Thelohania*, or even in other Microsporidia. Anyhow this is, I believe, the first recorded instance of a tailed spore occurring among true Microsporidia and furnishes another point of resemblance between these parasites with minute spores provided with a polar filament and the family *Haplosporidiidae* (CAULLERY and MESNIL **1905**) many members of which have tailed spores but never a polar filament. This resemblance supports Debaisieux's conclusion from his recent cytological work on *H. chitonis* (**1919**, p. 1401), that the genus *Haplosporidium* should be included in a sub-order of the Microsporidia. No doubt he is right too in pointing out the great likeness between the genera *Minchinia* and *Haplosporidium*, and in wishing to get rid of the former. Not having studied the other species of *Haplosporidium* at first hand when I wrote the paper to which he refers (**1915** *b*) I did not feel myself called upon to eliminate the genus *Minchinia* named in honour of the late Professor Minchin to whose inspiration I owed so much when starting work on the Protozoa.



FIG. II. The same after treatment with Iodine and ink showing the polar filament extruded from the opposite end from the tails.

As regards the life history of *Thelohania*, I fear that I can add nothing of importance. The sections and films examined show the parasite entirely in the spore stage. The sporocysts easily burst liberating the eight spores as described above. The infected prawn was in a large tank with several lobsters and many other prawns and shrimps and, although nearly all its muscles were affected, it managed to preserve a certain amount of agility. No other prawn from the acquarium could be found to have any trace of infection either in its muscles or blood.

When put for observation into a smaller tank containing a few fish, a blenny (*Blennius*) darted out from behind a mass of serpulid tubes and bit the abdomen almost in two. Feeding experiments could not be carried out, however, owing to pressure of other work, and there is no reason to think that the ripe spores would not pass through a blenny unchanged, as did those of *Haplosporidium* (*Minchinia*) *chitonis* (PIXELL GOODRICH 1915 *b*). HENNEGUY and THÉLOHAN (**1888, 1892**) have already shown that muscle from a prawn infected with *Thelohania octospora* can be eaten by healthy prawns without transmitting the infection to them for periods of a month or more.

University Museum Oxford, February 1920.

BIBLIOGRAPHY

1905. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). Recherches sur les Haplosporidies. (*Arch. Zool. Exper. et Gen.*, IV, pp. 101-181.)

1919. DEBAISIEUX (P.). Quelques Protozoaires parasites des Chitons et des Patelles. (*Compt. rend. Soc. Biol.*, 82, pp. 1400-1402.)

1888. HENNEGUY (F.). Contribution à l'étude des Sarcosporidies ; note sur un parasite des muscles du Palaemon. (*Mém. Soc. philomath. Paris à l'occas. Centen. Fondation*, pp. 163-171.)

1892. HENNEGUY (F.) et THÉLOHAN (P.). Myxosporidies parasites des muscles chez quelques crustacés décapodes. (*Annal. de Microgr. Paris*, IV, pp. 617-639.)

1915. PIXELL GOODRICH (H.-L.-M.). On the Life-history of the Sporozoa of Spatangoids, with observations on some Allied Forms. (*Quart. Journ. Micros. Sc.*, 61 pp. 81-104.)

1915 *b*. PIXELL GOODRICH (H.-L.-M.). *Minchinia* : A Haplosporidian. (*Proc. Zool. Soc. Lond.*)

1894. THÉLOHAN (P.). Recherches sur les Myxosporidies. (*Bull. Sc. France et Belg.* 26, pp. 103-394.)



ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
Professeur à l'Université de Cluj
Directeur de l'Institut de Spéologie

Tome 59. NOTES ET REVUE Numéro 2.

VI

NOTES SUR *OPISTHOPATUS CINCTIPES* PURC.

I. Sur les poils des papilles primaires et leur développement. — II. Les organes ventraux du cerveau.

PAR
O. DUBOSCQ
Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier.

I. Sur les poils des papilles primaires et leur développement.

(Reçu le 15 mai 1920).

Les soies ou épines qui surmontent les papilles primaires des Péripates sont d'une structure encore mal connue, malgré les recherches de BALFOUR (1883), de GAFFRON (1885) et de C. SCHNEIDER (1902). On ne sait à peu près rien de leur développement. SEDGWICK (1888) a seulement écrit : « Les épines des organes des sens sont des développements spéciaux de la cuticule. »

L'étude du tégument d'un *Opisthopatus cinctipes* m'a convaincu que les épines des papilles primaires ne diffèrent en rien d'essentiel des poils sensoriels des Arthropodes. Ce sont, en effet, des piquants très pointus

entièrement creux, comme l'ont bien vu BALFOUR et GAFFRON. Chacun d'eux est fait d'une chitine achromatique. Seule leur base élargie s'épaissit d'un mince revêtement chitineux basophile, prolongement de la cuticule des cellules voisines (fig. 5). Cette particularité vue par BALFOUR n'a peut-être pas été signalée chez les Arthropodes. Les stries ou barbelures de la base du poil semblent dépendre de cette cuticule.

Je n'ai pas vu l'extrémité distale des cellules sensorielles pénétrer à l'intérieur du poil, comme le représente C. SCHNEIDER : point toujours en discussion pour les poils des Arthropodes. Chaque papille pilifère a son centre occupé par un corpuscule tactile en tonnelet, faisceau de cellules bipolaires, faciles à distinguer par leur transparence des cellules pigmentées qui les entourent (fig. 5). Parmi ces cellules claires, C. SCHNEIDER croit voir des globules sanguins : interprétation critiquable, car tous les leucocytes, même les lymphocytes, ont, chez *Opisthopatus*, un cytoplasme éosinophile qui permet de les reconnaître et qu'on ne voit pas ici. Mais toutes les cellules ne sont peut-être pas sensorielles. On peut trouver au centre du corpuscule un noyau plus gros, parfois échancré et correspondant à une vacuole située au-dessous du poil. Ce serait ainsi une cellule-mère du poil, distincte des cellules sensorielles. Les mêmes faits s'observent avec la même incertitude d'interprétation dans beaucoup de poils d'Arthropodes, en particulier ceux des antennes et pièces buccales. Quoiqu'il en soit, la plupart des cellules du corpuscule tactile d'*Opisthopatus* sont certainement des cellules sensorielles bipolaires dont les prolongements proximaux forment le nerf du poil, observé par BALFOUR, GAFFRON et SCHNEIDER.

La femelle d'*Opisthopatus*, que j'ai étudiée, contient des embryons d'âge différent, favorables à l'étude du développement des poils. Les premiers corpuscules tactiles apparaissent de bonne heure dans le tégument dorsal. Il s'en forme ensuite à tous les âges, et on peut observer plusieurs stades de leur évolution sur un même embryon.

L'ébauche du corpuscule tactile est représentée par un petit amas de noyaux épithéliaux, presque aussi gros que les noyaux voisins et provenant de 2 ou 3 mitoses. Avant que la multiplication de ces noyaux soit terminée, on voit la cuticule, qui était mince, s'épaissir d'une plaque discoïde éosinophile (fig. 1). Cette plaque s'élargit d'abord, puis se creuse en son centre (fig. 2), enfin se condense progressivement en une sorte de bouchon perforé selon son axe. Ce bouchon éosinophile est plongé dans la chitine cuticulaire, qui se colore en vert par le lichtgrün avec la

méthode de Prenant (fig. 3). Le bouchon perforé s'allonge et devient un tube presque cylindrique, véritable quille dont l'extrémité n'est fermée que par la couche cuticulaire qui le recouvre (fig. 4). Ce n'est qu'ulté-

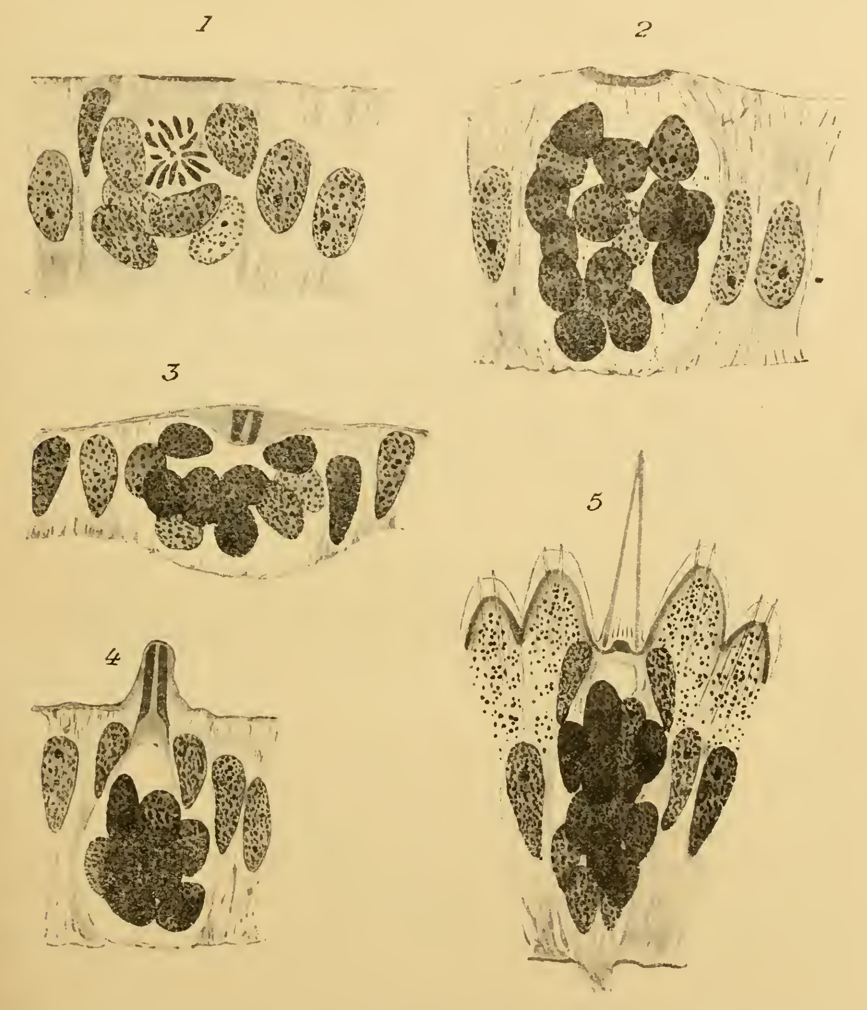


Fig. 1. 2. 3. 4. Corpuscules tactiles d'embryons d'*Opisthopatus cinctipes* Purc. — Fig. 5. Corpuscule tactile et poil du tégument dorsal d'*Opisthopatus cinctipes* ♀ adulte.

rieurement qu'il s'effile en devenant plus ou moins arqué (fig. 5).

Pendant cette évolution du poil cuticulaire, les noyaux se multiplient dans le cytoplasme syncytial du corpuscule tactile, et on en compte finalement une vingtaine, tassés et orientés autour de la partie centrale claire, sous-jacente au poil. Ces noyaux ovalaires, hyperchromatiques,

mesurent seulement 7 à 8 μ, tandis que ceux de l'épithélium, moins colorables, atteignent jusqu'à 14 μ dans leur plus grand diamètre (fig. 3, 4). On ne peut songer à voir sans méthodes spéciales les différenciations cytoplasmiques des cellules sensorielles.

Ces faits n'ont pas été observés dans le développement des poils des Arthropodes, mais on ne connaît pas, je crois, l'évolution des poils à cellules sensorielles multiples comme ceux des antennes. On sait seulement que, chez les Hyménoptères, à côté des poils et des quilles sensorielles, on trouve des sensilles placoïdes, qui sont vraiment comparables au stade de plaque lenticulaire des corpuscules tactiles d'*Opisthopatus*. Ne pourrait-on pas aussi comparer ce stade de plaque lenticulaire aux esthètes des Amphineures ? Parmi les Invertébrés, c'est seulement chez les Mollusques inférieurs qu'on rencontre des phanères analogues aux poils des Arthropodes et dont le développement rappelle celui que je viens de décrire. Par leurs différenciations ectodermiques (coquilles, poils) et mésenchymateuses (sang, tissus conjonctif et vasculaire) les Arthropodes sont plus voisins des Mollusques que des Polychètes actuelles.

II. Les organes ventraux du cerveau [1].

La structure des organes ventraux du cerveau des Péripates est encore aussi mal définie que leur rôle. GRUBE (1853), qui les découvrit, en faisait des organes auditifs, rattachés au cerveau par un nerf. BALFOUR (1883) les décrit comme des vésicules dont la paroi consiste surtout en cellules ganglionnaires et dont la cavité est remplie d'un corps ovale très réfringent. Le pédoncule qui les rattache au cerveau serait formé d'un faisceau de cellules et de fibres nerveuses. KENNEL (1886) fait connaître leur développement, montre qu'ils sont homologues aux organes ventraux, mais ne précise pas leur structure chez l'adulte. SEGDWICK (1888) confirme les résultats de KENNEL sur l'embryologie de ces organes et ajoute : « Les parois de ces vésicules (chez l'adulte) paraissent composés de tissu nerveux. » SAINT-RÉMY (1890) rectifie sur plusieurs points les descriptions précédentes. Les cellules qui forment les vésicules ne lui « semblent pas devoir être regardées comme des cellules nerveuses ». Les deux vésicules, dépourvues de pédicule, ne sont séparées du cerveau que par

1. Dans sa *Monographie des Onychophores*, BOUVIER (1905) propose d'appeler ces organes les « *sphérules nfracervicales* ». Je ne comprends pas bien ici le sens du mot *infracervicales*. Ne serait-ce pas un lapsus pour *infracérébrales*?

le névrilemme et se trouvent en communication avec lui par des pores qui servent au passage de groupes de cellules fibrillaires, mais non nerveuses, « sans doute des cellules nourricières ».

Dans la description de l'organe ventral, il y a lieu de distinguer : 1° la *vésicule* ; 2° ce que l'on a appelé son pédicule et que je propose d'appeler *ganglion intermédiaire.*



Fig. 6. Coupe d'un organe ventral du cerveau d'*Opisthopatus cinctipes* PURC. *C*, *cerveau* ; *c*, couche périphérique de cellules fusiformes à noyau hyperchromatique ; *g*, ganglion intermédiaire ; *n*, nid de jeunes cellules nerveuses à noyau hyperchromatique.

Les deux vésicules d'un *Opisthopatus* adulte sont semblables et ne diffèrent en rien d'essentiel de celles d'un embryon avancé. Leur cavité ne paraît pas contenir autre chose que la sérosité du milieu intérieur. Je n'y ai vu aucune secrétion, encore moins ce corps ovale, réfringent, dont parle BALFOUR. La paroi est d'épaisseur inégale, une des lèvres de l'orifice d'invagination étant beaucoup plus amincie que l'autre (fig. 6). Mais, partout, c'est la structure d'un épithélium indifférencié, surbaissé

avec noyaux sensiblement à la même hauteur dans la partie mince, à cellules allongées et noyaux à diverses hauteurs dans la partie épaisse. Dans cette zone épaissie, à la base des cellules épithéliales, se rencontrent des noyaux arrondis, hyperchromatiques, soit isolés, soit en nids (*n* fig. 6) et çà et là, contigus à la basale, au-dessus ou au-dessous d'elle, des noyaux étirés de cellules fusiformes. Ce qui frappe avant tout, c'est le grand nombre de belles mitoses superficielles, d'autant plus visibles que les cellules où elles se produisent font souvent saillie à la surface interne. On en trouve dans presque toutes les coupes et il est surprenant qu'elles aient échappé aux auteurs qui ont étudié les organes ventraux.

Le ganglion intermédiaire a la forme d'un disque épais et biconcave, étant appliqué étroitement sur les surfaces bombées de la vésicule et du cerveau. Entouré d'un névrilemme épais qui pousse des cloisons à son intérieur, il se compose de nombreuses cellules bipolaires ou fusiformes, à noyau très étiré, groupées en nids ou en faisceaux et dirigées pour la plupart vers le cerveau. Comme l'a bien vu Saint-Remy, le névrilemme du ganglion céphalique est percé de pores de grosseur variable — dont deux plus gros que les autres, — pores traversés par des cellules bipolaires qui pénètrent dans le cerveau. Ce qu'il n'a ni signalé, ni figuré, c'est que la couche périphérique du cerveau (*c* fig. 6) est formée de cellules fusiformes ou comprimées, à noyau hyperchromatique, comme si elles provenaient du ganglion intermédiaire.

De cette description nous pouvons conclure que les organes ventraux du cerveau ne se transforment pas en organe sensoriel, qu'ils ne paraissent pas avoir de fonction glandulaire, et que, chez l'adulte comme chez l'embryon, ils restent un organe producteur de cellules nerveuses (ou névrogliques). A l'appui de cette conclusion, on remarquera que, durant tout le développement, les organes ventraux du cerveau évoluent plus lentement que les organes ventraux médullaires, ce qui paraît être en relation avec le grand nombre de neurones qu'ils fournissent.

Les mitoses superficielles donnent naissance aux cellules profondes à petits noyaux arrondis, qui doivent être de jeunes cellules nerveuses, destinées en devenant fusiformes à gagner le ganglion intermédiaire. Les cellules fusiformes de ce ganglion sont, en effet, toutes pareilles aux cellules bipolaires des nerfs optiques ou des nerfs antennaires, et aussi aux cellules qui constituent le cordon d'union entre un organe ventral médullaire et le ganglion nerveux chez un embryon avancé. Comme les cellules bipolaires sont une forme commune des neurones migrateurs, n'est-on

pas autorisé à croire que les cellules bipolaires du ganglion intermédiaire pénètrent d'une façon continue dans le cerveau dont ils formeraient les couches périphériques ? C'est admettre implicitement l'accroissement du cerveau chez l'adulte ou sa rénovation : deux hypothèses contraires aux idées classiques. L'accroissement du cerveau chez une femelle sexuellement mûre n'est pas impossible, puisque les Péripates, comme certains Arthropodes, se reproduisent bien avant d'avoir atteint le maximum de leur taille. Et, en faveur de la rénovation des cellules cérébrales, on peut faire valoir la présence, dans le cerveau, de noyaux d'apparence pycnotique.

Reste l'opinion déjà soutenue par HEYMONS (1901) pour les organes ventraux médullaires de la Scolopendre et aussi, par analogie, du Péripate. Les cellules qui, à la fin du développement, passent de l'organe ventral dans le système nerveux, par l'intermédiaire du cordon d'union, ne deviendraient pas des cellules ganglionnaires, mais des cellules de soutien (Stützsubstanz). Il semble bien que dans le cerveau d'*Opisthopatus*, les cellules à noyau hyperchromatique de la couche périphérique forment en effet, le névrilemme, mais il est manifeste aussi, à l'allure des bouquets (fig. 6), qu'un certain nombre de cellules migratrices pénètrent plus profondément. Et alors nous nous butons contre cette autre idée classique qu'il n'y a pas de névroglie chez les Arthropodes.

Il faudrait étudier ces questions sur un matériel bien fixé et avec des méthodes convenables. Cette note a surtout pour but d'attirer l'attention sur l'intérêt que présentent les organes ventraux du cerveau des Malacopodes.

VII

NOTES SUR LES ISOPODES[1]

8. Mancasellus tenax (Smith). — 9. Mancasellus macrurus Garman.

PAR

ÉMILE G. RACOVITZA

Directeur de l'Institut de Spéologie de Cluj (Roumanie).

(*Reçues le 25 Mai 1920*).

8. — Mancasellus tenax (Smith) 1871.

(Fig. 85 à 113.)

Asellus tenax SMITH **1871**, p. 453-454.
Asellopsis tenax HARGER **1874**, p. 659-660, pl. 1, fig. 3. — HARGER **1874** *a*, p. 601.
Mancasellus tenax HARGER **1876**, p. 304. — HAY **1882**, p. 242. — BOVALLIUS **1886**, p. 38-39. — UNDERWOOD **1886**, p. 359. — RICHARDSON **1900**, p. 297. — RICHARDSON **1905**, p. 415-416, fig. 466-467. — HUNSTMAN **1915**, p. 148.

TYPE DE L'ESPÈCE. Lake Superior, 4-13 fathoms, Etats-Unis d'Amérique.

MATÉRIAUX ÉTUDIÉS. *Etats-Unis d'Amérique.* Lake Superior, 8-13 fathoms, U. S. Lake Survey legit, don de l'U. S. National Museum, Washington, nº 39392, 1 ♂ ad., 1 ♀ ovigère.

DIMENSIONS. ♂ ad. : longueur, 8 mm. ; largeur maxima (péréionite IV à VII), 3 mm. ; antennes II, 6 mm. ; péréiopodes I, 2,2 mm. ; péréiopodes VII, 3,4 mm. ; pléotelson. 2,5 mm. ; uropodes, 1,7 mm.

♀ ovigère : longueur, 6,5 mm. ; largeur maxima (péréionite III), 2.7 mm. ; antennes II, 4,5 mm. ; péréiopodes I, 1,7 mm. ; péréiopodes VII, 2,4 mm. ; pléotelson, 1,7 mm. ; uropodes, 1,1 mm.

CORPS ellipsoïde allongé, avec tête et pléotelson un peu plus étroits que les somites, présentant dans sa forme un dimorphisme sexuel peu pro-

1. Voir pour les « Notes Nos 1-2 » ces ARCHIVES, NOTES ET REVUE, t. 58, Nº 2, p. 31-43, fig. 1-12, pour les « Notes Nos 3-5 » le t. 58, Nº 3, p. 49-77, fig. 13-51, et pour les « Notes Nos 6-7 » le t. 58, Nº 4. p. 79-115, fig. 52-84.

noncé. Chez les ♂ ad. le corps est 2 2/3 fois plus long que large et, à partir du péréionite IV, plus atténué vers l'avant que vers l'arrière, les péréionites IV à VII étant presque de même largeur ; chez la ♀ ov. le corps est 2 1/2 fois plus long que large et, à partir du péréionite III, également atténué vers les deux extrémités.

Carapace mince, non calcifiée, mais pourvue par places de concrétions en forme de plages irrégulières. [Deux concrétions très volumineuses

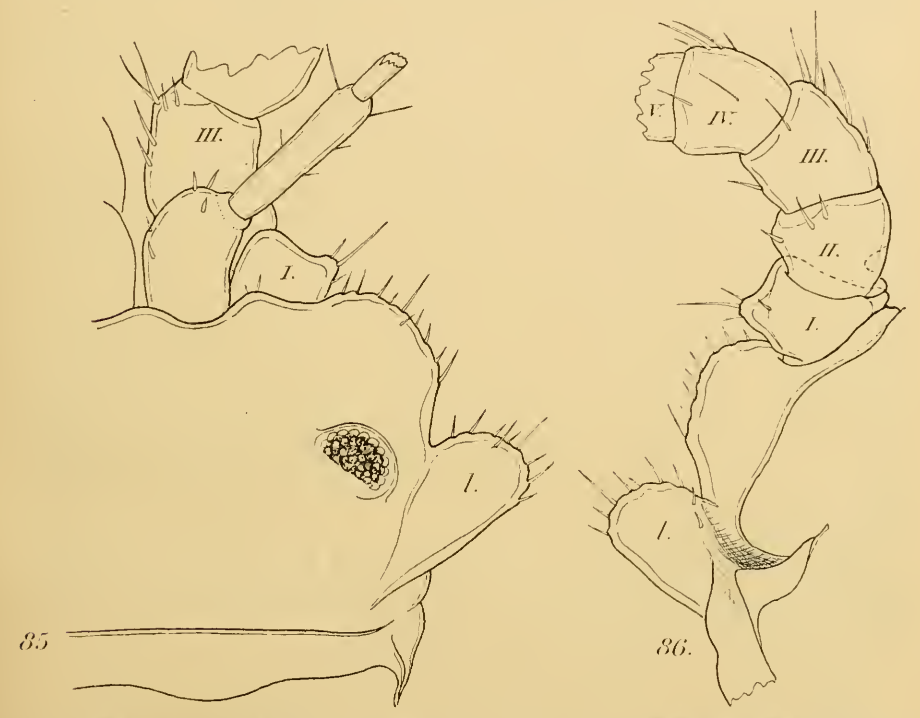


Fig. 85. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Moitié droite de la tête, face tergale. × 55.

Fig. 86. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Bord droit de la tête, face sternale. × 55. *l*, lobe post-mandibulaire ; I-V, les cinq articles de l'antenne II.

étaient logées dans les péréionites antérieurs du ♂.]

Ecaillure tergale très nette sur tout le corps et les appendices, tendant à prendre un très grand développement ; écailles à bord libre muni de 3-4 plis formant pointes et devenant nettement pectinées sur les appendices. Soies tergales espacées et courtes (20 μ) ; soies tactiles spécialisées très espacées et courtes (80 μ) ; soies marginales postérieures régulièrement disposées, faiblement spiniformes, courtes (25-30 μ) ; tiges marginales pleurales régulièrement disposées, fortes, nombreuses,

courtes (80-120 μ). Aucune différence sexuelle dans la chétotaxie.

Coloration. Les exemplaires étudiés montrent la coloration typique des Aselles, c'est-à-dire des taches lie-de-vin alternant avec les taches claires des insertions musculaires ; les régions pleurales et le pléotelson ne sont pas pigmentés. Smith (1874, p. 660) dit « colour above dark fuscous, spotted and mottled with yelowish ».

Tête du type *Asellus* mais modifiée par élargissement du bord externe qui forme une lame mince et large sur tout son pourtour.

[Cette lame est simplement surajoutée au contour normal de la tête du type *Asellus*; la tête paraît très large, les yeux sont moins marginaux et le lobe post-mandibulaire semble très grand.]

Région occipitale trapézoïde, 1 3/4 fois plus large (lobe post-mandibulaire non compté) que longue ; angles antéro-externes arrondis ; bord antérieur excavé en face des ant. I ; bords latéraux convexes jusqu'au niveau des yeux d'où part un grand globe post-mandibulaire, convexe en avant, obliquement tronqué en arrière, qui augmente au moins de 1/4 la largeur de la tête. [Au contour typique du lobe post-mandibulaire chez *Asellus* se surajoute une lame marginale, simple élargissement du bord]. Bord marginal de la région occipitale et du lobe post-mandibulaire garnis de courtes soies spiniformes. Bord postérieur subdroit, étroitement articulé avec le péréionite I, présentant une tendance manifeste à l'anquilose.

Somite du maxillipède complètement soudé à la tête du côté tergal, discernable seulement au niveau du lobe post-mandibulaire où l'on observe des traces de suture, et du côté sternal.

Labre du type *Asellus*, avec fossette labroïdienne bien développée.

Yeux globuleux, saillants, formés par env. 30 ocelles, placés plus loin du bord que chez *Asellus*. [Ce déplacement est dû seulement à l'élargissement du bord, car les yeux ont conservé exactement les mêmes rapports que chez *Asellus* avec les autres régions de la tête.]

Antennes I beaucoup plus courtes (1/4 ♂, 1/3 ♀) que la hampe des ant. II.

Hampe. Longueur des art. : I = 2, II = 2 1/4, III = 1. Art. I très aplati tergo-sternalement, à bord interne garni de courtes épines, à bord distal pourvu de 2-3 épines et 2-3 tiges ciliées d'env. 16 cils. Art. II avec 1 soie marginale de chaque côté, 2-3 soies distales et 2 longues tiges ciliées ; cet art. tend à prendre la forme de massue, le côté distal étant toujours plus ou moins renflé. Art. III à 2-3 soies distales courtes.

Fouet beaucoup plus (1/4 ♂, 1/2 ♀) court que la hampe, à 6 art. chez le ♂ (8 mm.) et 5 chez la ♀ (6,5 mm.). Art. I très court avec 2 tiges ciliées ; art. II le plus long de tous, chez la ♀ presque aussi long que l'art. III de la hampe ; art. III avec soie lisse distale ; dernier art. rudimentaire avec 3 longues soies et 1 tige ciliée.

Lames olfactives beaucoup plus courtes que l'art. suivant, d'env. 44 μ de longueur, placées sur des socles, au nombre de 4 chez le ♂ et de 3 chez la ♀, insérées sur les 4 et 3 avant-derniers art. successifs.

ANTENNES II plus (1/4 ♂, 1/3 ♀) courtes que le corps.

Hampe. Art. I presque complet, très développé tergalement sous forme de lame quadrangulaire. Art. I-IV sensiblement de même longueur, V = II + III + IV, VI = 1 1/3 V. Art. V ♂ avec une épine proximale et une soie distale correspondante au bord externe, quelques fines soies marginales et distales, sans tige acoustique. Art. VI avec nombreuses soies fines marginales, quelques soies distales et 3-4 tiges acoustiques distales.

FIG. 87. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♂ (8 mm.). Bord distal de la lame externe des maxilles I, vu de face. × 360. Dans *A* les tiges sont figurées, dans *B* seulement les contours de leurs insertions ; *e i s t*, côtés externe, interne, sternal et tergal ; *x*, 14e tige restée sétiforme ; 1-13, les insertions des tiges distales.

Fouet beaucoup plus long (2 fois ♂, 1 1/2 ♀) que la hampe, à 36 art. chez le ♂ (8 mm.) et 20 chez la ♀ (6,5 mm.). Art. I 3 fois plus long que large.

MANDIBULE complètement redressée à gauche, un peu moins à droite ; corps mandibulaire nu.

Lobe mandibulaire avec env. 10 tiges semi-pennées à gauche et env. 14 à droite dont les 5-6 plus externes épineuses et les autres sétifères. Apophyse dentaire apicale gauche plutôt large, avec 3-4 dents ; apophyse dentaire médiane avec 3 dents.

Palpe manque complètement [Pourtant HAY (1882) décrit, chez la var. *dilata* trouvée à Irvington, un petit tubercule logé dans une dépression de la face « externe » et porteur de soies, qui semble bien être un vestige du palpe].

HYPOSTOME à angle médio-externe très effacé et nu.

MAXILLES I. *Lame externe* à 13 tiges distales et 1 forte soie insérée sur

le bord sternal du côté interne; toutes les tiges sont dentées, mais les 4 plus externes ont les dents usées. [Ces tiges semblent former (fig. 87) 4 rangées : une externe de 4, deux médianes de 3, et une interne de 4, soie supplémentaire comprise. Je reviendrai ailleurs sur cette disposition.]

Lame interne. Région élargie 2 1/2 fois plus longue que large; bord interne légèrement convexe, ne formant presque pas de ventre; bord distal avec 5 tiges augmentant légèrement de longueur à partir de la plus externe, les 3 plus externes étant du type fusoïde à sommet sétifère bipenné et les 2 internes du type cylindroconique à sommet sétifère semipenné.

Maxilles II. Lobe interne à env. 7-9 tiges sternales, env. 9-10 tergales externes, env. 20-22 tergales internes ; lobe moyen à env. 9 et lobe externe à env. 12 tiges.



Fig. 88. *Mancasellus tenax* (Smith) ♀ (6,5 mm.). Maxillipède gauche, face sternale. × 73. *e*, épipodite ; *l*, lobe sétifère représentant l'oostégite ; *s*, sternite du somite du maxillipède.

Maxillipèdes du type *Asellus* sauf de très légères différences de forme. [Corps du maxillipède un peu plus ramassé et massif, bord interne de l'art. II du palpe moins élargi et saillant, épipodite à bord distal plus étroit et angle distal-postérieur saillant et aigu.]

Coxa des ♀ ov. à angle proximal-interne pourvu d'un lobe charnu doublant la longueur de l'art. et aussi large que le tiers de sa largeur ; sommet du bord distal garni d'env. 15 longues tiges à moitié distale ciliée. Bord interne du coxa et du corps du maxillipède pilifères.

Epipodite à bord antérieur subdroit, bord distal concave, angle distal postérieur aigu et saillant, bord antérieur avec 3-4 soies et distal avec 3 soies antérieures.

Lobe masticatoire à 4 crochets dans les deux sexes ; crochet des ♀ ov. faiblement allongé.

Palpe. Longueur des art. : I = 1, II = 3, III = 1 4/5, IV = 2 1/2, V = 1 1/2. Bord externe de l'art. I avec 1-2 soies ; bord interne de l'art. II convexe mais ne formant pas un ventre débordant.

Phanères plutôt longs, mais peu nombreux ; ♀ ov. avec les bords externes et internes du corps du maxillipède fortement pilifère, mais bord interne de l'épipodite nu.

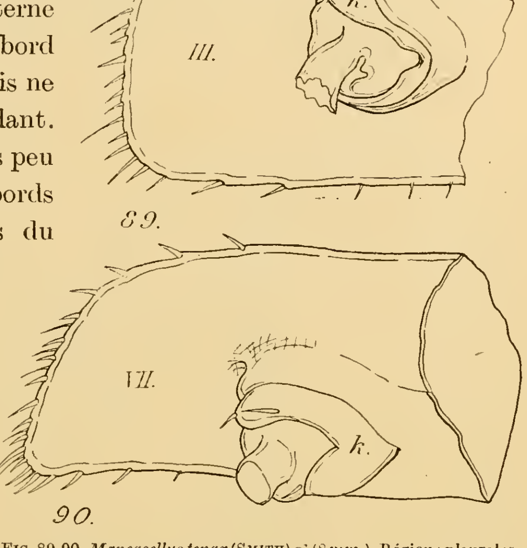


FIG. 89-90. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♂ (8 mm.). Régions pleurales droites des péréionites III et VII, face sternale. × 55. *k*, coxa.

PÉRÉION. Péréoinite I un peu plus long que les autres qui sont subégaux. Les bords libres de tous les péréionites s'étalent en une vaste lame qui chez le ♂ double presque la largeur normale du type *Asellus* [celle dépassant de très peu la distance comprise entre les insertions des péréiopodes]; chez la ♀ ces lames sont un peu moins développées.

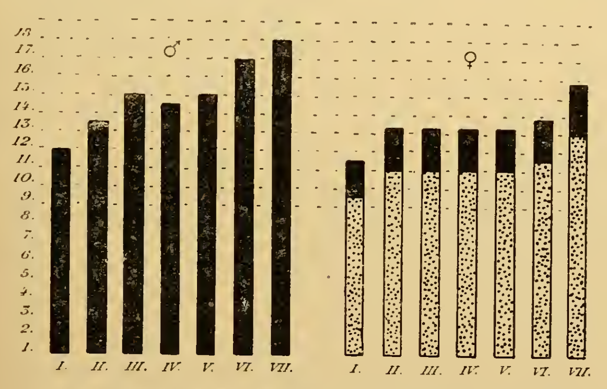


FIG. 91. *Mancasellus tenax* (SMITH). Rapports de longueur des sept paires de péréiopodes chez un ♂ de 8 mm. et une ♀ de 6,5 mm. Le graphique ♀ indique en pointillé les longueurs réelles et en traits pleins ces longueurs rapportées à la taille du ♂, c'est-à-dire, à 8 mm.

Angles antérieur et postérieur des péréionites I-III droit-arrondis et bords pleuraux (externes) tronqués droits ; angles antérieurs des péréionites IV-VII de plus en plus obtus, angles postérieurs de plus en plus aigus, vers l'arrière ; bords pleuraux (externes) droits mais de plus en plus obliques.

PÉRÉIOPODES. Péréiopodes VII 1 1/2 fois plus long que le I dans les deux sexes ; péréiopodes VI et VII, à taille égale, un peu plus long chez le ♂, le VII seulement un peu plus long que le VI dans les deux sexes. Carpos II-VII sensiblement de même longueur que les propodos correspondants.

Coxa présent à tous les péréiopodes, mais très petit et court. [C'est à

FIG. 92-94. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♂ (8 mm.). Péréiopode I gauche. × 110. 92 : face antérieure ; 93, face postérieure ; 94 : écailles pectinées du secteur distal du bord inférieur. × 220 ; *a*, soies de la rangée longitudinale antérieure ; *d*, soies de la rangée distale transversale ; *g*, soie-guide ; *i a*, soies de la rangée inférieure formant la rangée submarginale antérieure ; *i p*, soies de la rangée inférieure formant la rangée submarginale postérieure ; *n*, soie hors série, probablement détachée de la série i p ; *o*, organe dactylien ; *p*, soies de la rangée postérieure ; *s*, soies de la rangée supérieure ; 1, 2, et 3, phanères ensiformes.

tort que RICHARDSON **1905**, p. 417, dit que les « epimera » sont entièrement fusionnés avec le somite sans traces de sillon articulaire ; l'erreur provient de ce que les élargissements lamellaires des somites ont été pris pour des coxa.] Coxa 1 complètement soudé au somite, les autres articulés et mobiles, mais réduits à un mince anneau dont le bord distal est plus ou moins ondulé ou lobé. [L'insertion des coxa sur le sternite se fait à la même place que chez *Asellus* mais, comme le bord du somite est fortement

élargi, il semble que cette insertion a reculé vers la ligne médiane ; en réalité c'est le bord du somite qui s'est éloigné.]

Péréiopode I ♀. Propodos subquadrangulaire, 2 1/2 fois plus long que large, à bord inférieur droit. Rangée longitudinale inférieure de phanères très peu fournie et disposée comme suit :

A. — Rangée submarginale antérieure manque.

B. — Rangée submarginale postérieure réduite à 2 longues et fortes tiges-guides distales.

C. — Rangée marginale de 2 tiges proximales (dont la plus distale très longue) les deux tendant à devenir ensiformes, et insérées sur une légère saillie du bord. Toute la région distale du bord garnie d'env. 14 écailles transformées en peignes réguliers à 5 dents.

[Rangées longitudinales antérieure et postérieure représentées par une seule forte soie.]

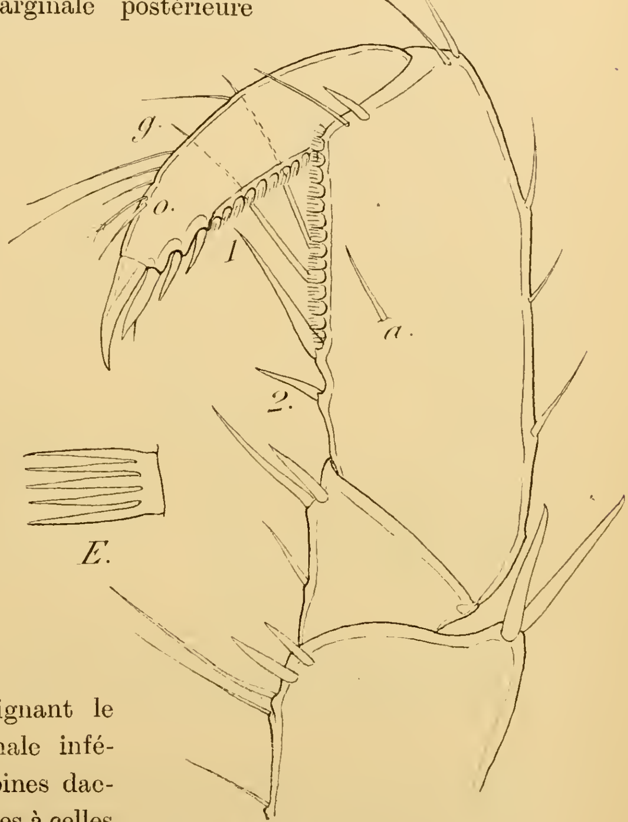


FIG. 95. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♀ (6,5 mm. Péréiopode I droit, face antérieure. × 147. Mêmes lettres que fig. 92-93. *E*, écaille du bord inférieur grossie. × 966.

Dactylos replié atteignant le carpos. Rangée longitudinale inférieure de 3 très longues épines dactyliennes distales, semblables à celles des péréiopodes suivants, suivies d'une série d'écailles en forme de peigne régulier. Rangée longitudinale postérieure de 2 courtes soies outre la lanière. Organe dactylien formé par 1 tige ciliée et 1 soie lisse.

Péréiopodes I des ♂ ad. Propodos irrégulièrement ellipsoïde, 2 fois plus long que large, à bord inférieur déformé par une faible saillie proximale qui porte les phanères ensiformes. Rangée longitudinale inférieure

de phanères peu fournie, complètement dissociée et disposée comme suit :

A. — Rangée submarginale antérieure de 4 courtes soies qui occupent le secteur distal jusqu'au premier phanère ensiforme, formant avec ces derniers une rangée complète et simple [disposition ancestrale].

B. — Rangée submarginale postérieure formée par une rangée de 3 soies proximales continuée par une très longue et forte tige cylindrique médiane (la tige-guide) et par une double rangée de 2 courtes soies.



Fig. 96. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Péréiopode IV droit, face postérieure. × 75.
Fig. 97. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Sommet du dactylos du péréiopode VII, face postérieure. × 220

C. — Rangée marginale de 3 (gauche) et 4 (droite) phanères plus ou moins ensiformes, dont le plus distal est le plus fort, le plus aplati et le plus large. Le secteur distal du bord est garni d'une rangée continue d'écailles en forme de peigne régulier à 5 dents.

[Rangée longitudinale antérieure de 4 courtes soies, postérieure de 3 soies plus longues, supérieure de 4 fortes soies.]

Dactylos replié atteignant le bord du carpos. Rangée longitudinale inférieure d'env. 7 épines dactyliennes, dont la plus distale très longue et forte, les autres de plus en plus courtes, formant une rangée interrompue au milieu par un espace garni de 3-4 écailles pectinnées. Rangée longitudinale postérieure très éloignée du bord, de 6-7 soies moyennes outre la lanière [stade ancestral]. Organe dactylien formé par une tige ciliée et une tige lisse auxquelles semble se joindre une tige un peu écartée, mais située sur la face antérieure. [Sur la face antérieure et du côté distal, au même niveau que la rangée postérieure, sont insérées deux soies au péréiopode gauche, et 4 au droit toujours mieux fourni en phanères. Ces soies représentent le vestige de la rangée longitu-

dinale antérieure ; elles manquent aux autres péréiopodes et chez la ♀.]

Péréiopode IV. ♂ *ad.* non modifié, de même longueur que les deux précédents, de même forme et pourvu des mêmes phanères.

Observations générales. Tous les péréiopodes sont relativement courts et robustes avec les articles peu aplatis et non déformés. Les phanères sont en général forts, plutôt spiniformes, et en nombre normal.

Basis à faibles crêtes mais nombreuses tiges ciliées ; ischium avec gouttière faible ; méros allongé avec bord distal médiocrement développé ; dactylos II à VII avec 4-5 épines dactyliennes chez le ♂ et 3-4 chez la ♀ dont la plus distale est presque aussi grande que l'ongle ; chez cette espèce la double griffe caractéristique du genre n'est pas arrivée à son complet développement.

Lanière double, car à sa base est insérée une petite soie. Organe dactylien formé par 1 tige ciliée et 1 tige lisse, plus 1 tige lisse plus proximale et plus marginale qui montre la tendance de s'adjoindre mais qui doit appartenir à la rangée longitudinale supérieure.

FIG. 98. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♂ (8 mm.). Pénis, face sternale ; le cordon spermatique n'a été figuré qu'à droite. × 73.

OOSTÉGITES très grands, le III aussi large que la largeur du somite ; rachis simples. [L'intestin de la ♀ ov. contenait quelques résidus sableux.]

PENIS médiocres, cylindriques, sans gibbosités, insérés l'un contre l'autre de chaque côté de la ligne médiane sternale. [Ils ne se croisent donc pas comme chez *Asellus* mais s'affrontent par leur bord interne.]

PLÉON. Pléonites I et II sensiblement de même longueur avec pseudo-épimères arrondis et nus.

PLÉOPODES. *Pléopodes* I ♂. Sympodite sub-quadrangulaire, 1 2/3 fois plus long que large, à angle distal-externe obtus, les autres subdroits [le distal interne effacé, non débordant], à bord distal obliquement tronqué et onduleux, à bords interne et externe légèrement convexes. Appareil d'accrochage à 2 (gauche) — 3 (droite) crochets. Pas d'autres phanères.

Exopodite irrégulièrement ovalaire, 1 1/2 fois plus long que large au milieu, 1 1/3 fois plus long et 1 1/2 fois plus large que le sympodite, atténué fortement du côté distal ; bord externe fortement convexe et un peu sinueux, bord interne subdroit ; angle proximal interne droit-arrondi, fortement débordant. Un groupe de 3 soies lisses submarginales sur la pointe distale ; une rangée continue d'env. 20 soies lisses, de longueur médiocre, sur la moitié distale du bord externe et sur tout le bord distal. Les exopodites se



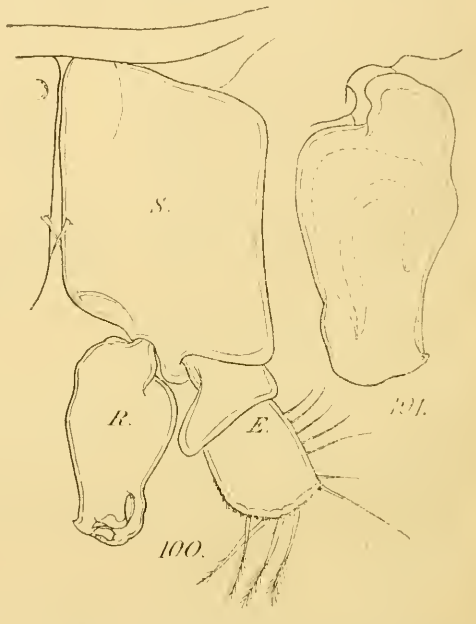


Fig. 99. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Pléopode I droit, face sternale. × 75.

Fig. 100. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Pléopode II gauche, face sternale. × 75. *E*, exopodite ; *R*, organe copulateur (endopodite) ; *S*, sympodite.

Fig. 101. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Organe copulateur, face tergale. × 110.

croisent légèrement et sont légèrement tordus vers l'extérieur.

Pléopodes II ♂. Sympodite rhomboidal, 1 1/3 fois plus long que large, 1 1/4 fois plus long et 1 1/2 fois plus large que le sympodite I ; bords distal et proximal obliques, bords interne et externe droits ; angles proximal-interne et distal-externe aigus, les deux autres obtus. Bord interne entier (sans gouttière) avec une soie lisse médiane. Coin distal-interne un peu excavé.

Exopodite 1 1/3 fois plus court et 2 fois plus étroit que le sympodite, 1 3/4 fois plus court et 2 fois plus étroit que l'exopodite I. Article proximal court, irrégulièrement quadrangulaire avec l'angle distal-interne forte-

ment débordant et largement arrondi, et à bord distal tout entier débordant ; bord externe nu. Article distal subquadrangulaire, un peu (1/6) plus long que large, un peu (1/5) plus long et un peu plus étroit que le proximal ; bord externe droit, bords interne et distal convexes. Bord externe garni au milieu d'une rangée de 5 tiges lisses ; deux tiges lisses à l'angle distal. Secteur interne du bord distal garni de 4 fortes tiges aussi longues que l'art. et ciliées au sommet. Toute la région interne est garnie de petites écailles pectinnées.

Endopodite (organe copulateur) (fig. 101-105) en forme de bouteille irrégulièrement pyriforme, 2 fois plus long que large au milieu, un peu (1/5) plus long et aussi large que l'exopodite. Cul de la bouteille rétréci, irrégulier, non excavé, non débordant du côté externe, pourvu du côté tergal d'une apophyse saillante arrondie et large. Corps de la bouteille à région proximale fortement dilatée et arrondie et à région distale atténuée et recourbée vers le bas (vers le côté sternal). Goulot court, gros, plissé du côté externe, pourvu d'un orifice complexe. Au sommet s'ouvre un vaste orifice plus ou moins arrondi et à bord plissé ; ce bord forme du côté interne une saillie (*a*) en forme de prisme triangulaire. Du côté sternal, l'orifice est limité par deux lèvres (*g*, *b*) qui en s'écartant forment un

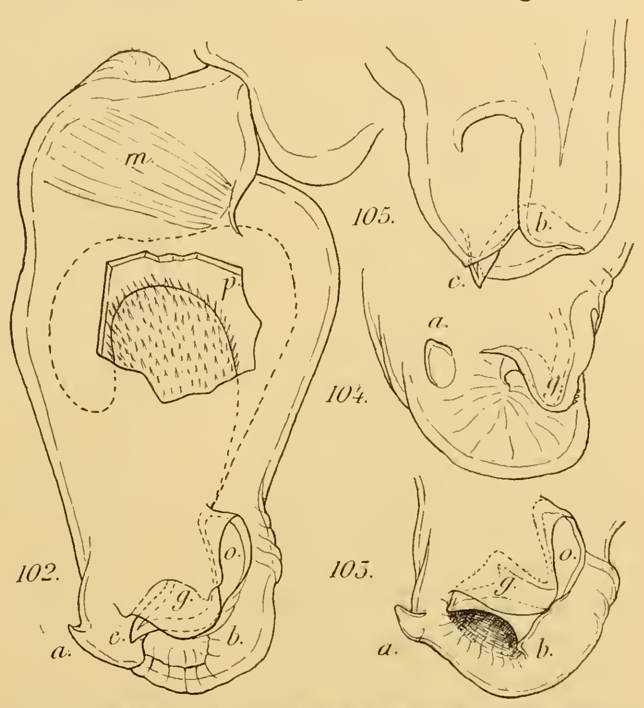


FIG. 102-105. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♂ (8 mm.). Endopodite du pléopode II gauche (organe copulateur). × 220. 102 : entier, face sternale ; 103 : extrémité distale obliquement de face par le côté sternal ; 104 : extrémité distale obliquement de face par le côté interne ; 105 : extrémité distale, obliquement de face par le côté externe ; *a*, pointe chitineuse prismatique (plis du milieu du bord distal de l'endopodite lamellaire primitif ; *b*, lèvre externe ou tergale (portion de l'angle distal-externe de l'endopodite lamellaire primitif) ; *c*, crochet faisant partie de la lèvre externe ; *g*, lèvre interne ou sternale (portion de l'angle distal interne de l'endopodite lamellaire primitif) ; *m*, muscle ; *o*, orifice sternal ; *p*, saillie de la paroi interne de la vésicule.

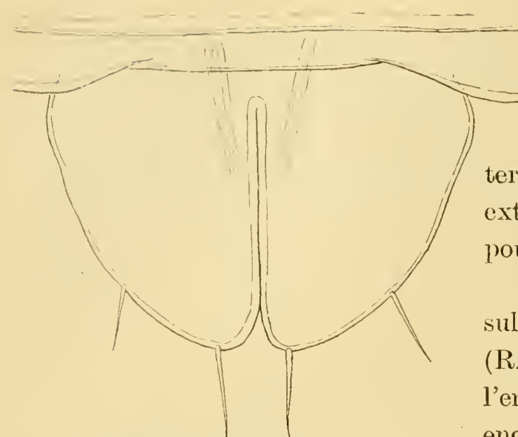


Fig. 106. *Mancasellus tenax* (Smith) ♀ (6,5 mm.). Pléopode II, face sternale. × 110.

second orifice (*o*) subterminal et sternal, en forme de boutonnière. Un fort crochet (*c*) pointe sous la lèvre interne. Ce crochet est inséré à la lèvre externe (*b*) et complète ainsi le pourtour de l'orifice terminal.

[Cette extrémité complexe résulte, comme je l'ai montré ailleurs (Racovitza 1920, p. 104-107) de l'enroulement du bord distal d'un endopodite primitivement lamellaire; la lèvre principale (*g*) recouvrante est formée par l'angle distal-interne de l'article distal et cet angle porte souvent, comme ici, des denticules qui doivent leur origine à la transformation des tiges ciliées marginales.]

Vésicule interne pyriforme, à parois minces, dont la cavité est à moitié comblée par une forte saillie de la paroi interne (*p*), apophyse en forme de massue et à surface couverte d'écailles sétiformes. [Cette disposition ne doit pas étonner chez une espèce à écaillure généralisée et abondante notamment sur l'organe copulateur.]

Pléopode II ♀ en forme de triangle rectangle, 1 1/4 fois plus long que large à la base, 4 fois plus court et 3 fois plus étroit que l'exopodite III, à bord interne droit, externe convexe, angle proximal-interne droit, les autres arrondis. Seulement deux fortes tiges lisses, une apicale, l'autre à la limite du tiers distal du bord externe. L'arti-

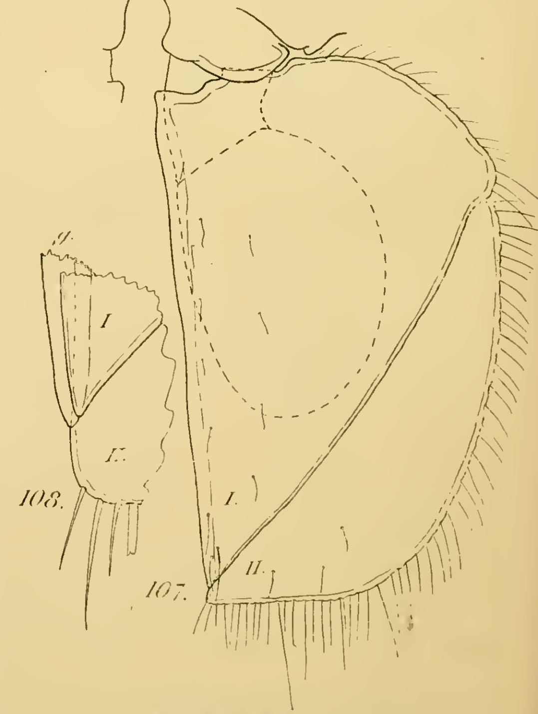
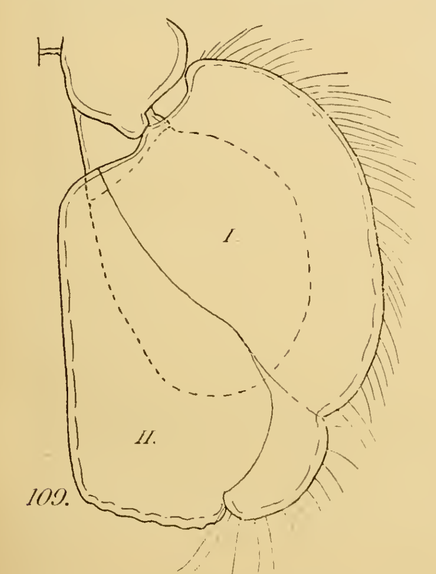


Fig. 107-108. *Mancasellus tenax* (Smith). Pléopode III. 107 ; ♀ (6,5 mm.) face sternale. × 55 ; 108 : ♂ (8 mm.), face tergale. × 110 ; *g*, gouttière du bord interne *I*, article proximal ; II, article distal.

culation avec le sternite se fait de chaque côté de la ligne médiane sternale par l'angle proximal-interne ; ces angles ont fusionné soudant ainsi les deux exopodites dans leur région proximale ; les bords internes s'affrontent sur toute leur longueur. L'appendice doit être peu mobile car les muscles sont peu développés.

Pléopodes III. Exopodite 1 2/3 fois plus long que large, non bombé, mais plat, atténué du côté distal, à bord interne droit, externe fortement convexe, angle proximal-interne subdroit, saillant et très débordant. Articulation très oblique (au lieu de transverse) partant de l'angle distal-interne et arrivant à la limite du



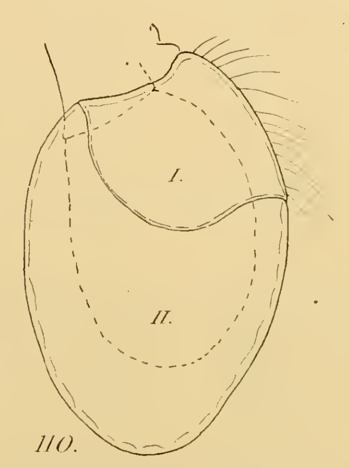
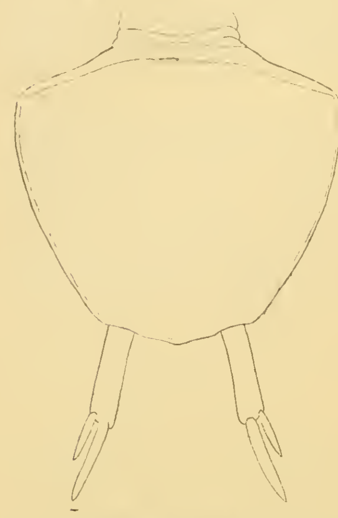


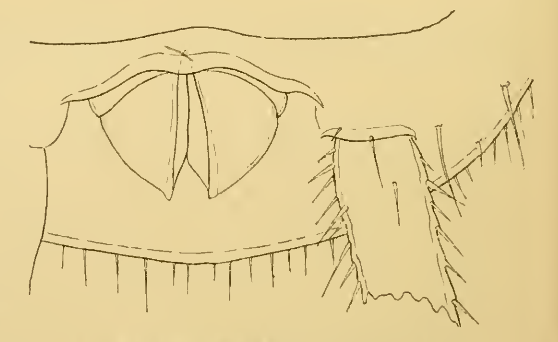
FIG. 109-110. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♀ (6,5 mm.). Les deux derniers pléopodes, face sternale. × 55. 109 : pléopode IV gauche ; 110 : pléopode V gauche ; *I*, article proximal ; II, article distal.

premier tiers proximal du bord externe, de sorte que l'art. proximal est triangulaire et beaucoup (2 fois) plus grand que le distal qui a la forme d'un petit secteur de cercle ; gouttière du bord interne très profonde et s'étendant sur toute la longueur du bord interne de l'art. I (comme chez le type *Asellus*) donc sur presque toute la longueur du bord interne de la rame. [La lèvre sternale de la gouttière est plus large et déborde sur la tergale ; les gouttières des deux exopodites sont identiques, de sorte qu'il est probable que l'animal peut coupler ses gouttières à volonté pour former la palette unique dont il a besoin. Quoiqu'il en soit, le grand développement des gouttières montre l'importance de leur fonction, mais cette importance ne doit pas être invoquée pour expliquer la modification si spéciale subie par l'appendice]. Une rangée serrée de (17)

minces tiges s'insère sur le bord externe de l'art. I et de l'art. II, et est continuée par une rangée d'env. 54 sur le bord distal, soit env. 70 en tout; une rangée submarginale d'env. 10 soies garnit le bord interne, doublée par une autre rangée plus médiane. Endopodite subovoïde, 2 fois plus long que large, 1 1/2 fois plus court et plus étroit que l'exopodite. [L'exopodite forme un couvercle plat, complet et bien ajusté sur toute la cavité du pléotelson.]


Fig. 111. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Pléotelson et uropodes, face tergale. × 15.

Pléopodes IV. Exopodite ayant la forme de l'exopodite III du type *Asellus*. [Son bord proximal est oblique et non transverse comme dans l'exopodite III, son angle proximal-interne est très obtus et non subdroit comme dans l'exopodite III], 1 1/2 fois plus long que large, 1 1/6 fois plus court et aussi large que l'exopodite III. Pas de sillon articulaire. [S'il a disparu complètement dans cette espèce, on en retrouve des vestiges chez *M. macrurus* et l'on peut se convaincre qu'il a conservé sa situation primitive transversale et rapprochée de la base de l'appendice. Les deux sillons convergents qui délimitent un lobe distal externe bien individualisé ne sont pas des sillons articulaires.] Une rangée continue d'env. 50 longues soies lisses sur tout le bord externe et le lobe distal. Endopodite ellipsoïde, 1 1/2 plus court et étroit que l'exopodite.


Fig. 112. *Mancasellus tenax* (Smith) ♂ (8 mm.). Anus et insertion de l'uropode gauche, face sternale. × 55.

Pléopodes V. Exopodite ellipsoïde, 1 1/2 fois plus long que large, un peu plus court, et 1 1/6 fois plus étroit que le IV. Suture articulaire complète et rapprochée du bord proximal (d'où il résulte un art. proximal 2 fois plus petit que le distal). Une rangée d'env. 15 soies longues et lisses sur le bord externe de l'article proximal. Endopodite ellip-

soïde, 1 1/6 fois plus court et 1 1/2 fois plus étroit que l'exopodite.

UROPODES allongés, chez le ♂ 1 1/2 fois, chez la ♀ 1 3/5 fois, plus courts que le pléotelson. Sympodite cylindrique aplati, 4 fois plus long (depuis l'insertion) que large, garni de nombreuses soies plus ou moins spiniformes [L'insertion sternale paraît très éloignée du bord, car ce bord est très élargi, mais en réalité l'articulation se fait au même endroit que chez *Asellus* et conserve les mêmes rapports avec l'anus.] Pas de soie tergale très longue au milieu du bord distal. Uropodites cylindriques à sommet arrondi. Exopodite presque 2 fois plus court et 1 1/2 fois plus étroit que l'endopodite, avec un bouquet terminal de soies, dont deux longues, et 1-2 soies marginales. Endopodite un peu plus court que le sympodite, à bord interne garni de soies lisses, à sommet garni de quelques très longues soies ; une rangée transversale de 3 tiges acoustiques près du sommet et une rangée longitudinale externe de 2-3 de ces tiges, rangée qui, après un espace vide, se continue par une autre rangée de 3 jusque non loin du bord proximal.

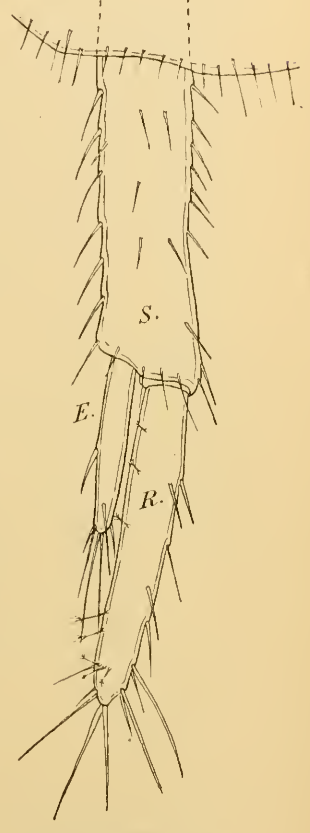


FIG. 113. *Mancasellus tenax* (SMITH) ♂ (8 mm.). Uropode gauche, face tergale. × 55. E, exopodite; *R*, endopodite ; *S*, sympodite.

PLÉOTELSON en forme de pentagone irrégulier (le côté proximal est 2 fois plus large que le bord distal), avec tous les angles arrondis, un peu plus large à la base que long. Pointe du telson complètement effacée. Bord garni de nombreuses soies spiniformes en rangées serrées.

DIMORPHISME sexuel au début de la différenciation.

♂ : un peu plus grand ; région postérieure du corps non élargie mais non atténuée ; ant. I, ant. II, péréiopodes, uropodes, un peu plus longs ; péréiopode I à propodos un peu plus volumineux, mais à peine plus différencié, à rangée inférieure de phanères un peu plus dissociée et fournie ; épines dactyliennes plus nombreuses au dactylos I, mais à peine plus courtes, et de même forme ; péréiopodes IV non transformé en crochet nuptial.

♀ : région médiane du corps à peine plus élargie [élargissement fonctionnel dû à la présence de la poche incubatrice] ; coxa des maxillipèdes

des ovigères avec un lobe sétifère médiocre ; péréiopode I à propodos un peu plus allongé et aplati qu'aux autres péréiopodes, à bord inférieur non déformé, à rangée inférieure de phanères dissociée mais très peu fournie.

Taxonomie. *Historique*. L'espèce fut créée sous le nom d'*Asellus tenax* par Smith (1871) sur des échantillons recueillis dans le Lac Supérieur. Harger (1874 *a*) ayant considéré l'absence de palpe aux mandibules comme un caractère très important, créa pour l'espèce de Smith le genre *Asellopsis*. La même année, Harger (1874, p. 659) publia une meilleure description de cette espèce, mais (p. 661) il introduisit une cause d'erreur en créant une variété qu'il nomme *dilata* pour des exemplaires provenant de Detroit River. Il déclare même que cette nouvelle variété doit être considérée comme la plus typique de l'espèce, car les exemplaires du Lac Supérieur étaient moins développés.

Les caractères de la variété *dilata* seraient les suivants : fouet des antennes I avec 1 ou 2 art. de plus (7-8) ; l'élargissement des bords de la tête et des somites, surtout chez les adultes, est tel que le contour de l'animal est plus largement ovalaire ; l'encoche des bords latéraux de la tête est une fente étroite, à fond arrondi, mais avec les bords se touchant par place ; propodos des péréiopodes I presque aussi grands que chez *Asellus communis* et pourvus, au bord inférieur, de 2-3 dents aiguës dont la médiane est la plus large.

Il n'est pas possible de se prononcer sur la valeur taxonomique de cette variété insuffisamment décrite, mais le fait qu'elle habite les rivières tandis que le type est lacustre, incite à penser qu'il s'agit d'une variation œcologique.

Harger (1876, p. 304) crée le genre *Mancasellus* pour *Asellopsis tenax* et *brachiurus* n. sp., car *Asellopsis* était préoccupé.

Hay (1882) retrouve à Irvington (Iowa ou New-York (?) notre espèce, mais elle lui semble appartenir plutôt à la variété *dilata* quoique différant aussi bien de cette variété que du type par les caractères suivants : fouet des antennes II à 45 art. ; propodos des péréiopodes I ovalaire, renflé, à 3 dents (comme chez *dilata*) dont la plus grande, qui atteint le tiers de la grandeur de dactylos, est celle de l'angle postérieur (au lieu de la médiane) ; dactylos à bord concave pourvu en son milieu d'une dent saillante ; vestige du palpe sur la mandibule.

Aux données que j'ai résumées plus haut, les travaux postérieurs n'ont rien ajouté ; il est vrai que je n'ai pas pu consulter le mémoire de

Huntsman (**1915**). Quoiqu'il en soit, ces documents sont insuffisants pour décider si la variété *dilata* est une bonne espèce ou si *M. tenax* possède deux ou trois formes œcologiques, l'une adaptée à la vie lacustre et les autres aux eaux courantes. Je dois, d'autre part, faire toutes mes réserves au sujet des caractères que les auteurs attribuent aux phanères ensiformes. Chez tous les Asellides que j'ai examinés, le phanère le plus distal est toujours le plus grand, contrairement à ce qu'ont cru voir Harger et Hay. Quoiqu'il en soit, ma description faite sur des exemplaires provenant du Lac Supérieur est suffisante pour fixer la position systématique du type de Smith. Je la publie, ainsi que celle de l'espèce suivante, non seulement comme une contribution à la systématique des Asellides, mais parce que je compte m'en servir pour des généralisations sur la morphologie des Isopodes ; je me suis déjà expliqué sur ce sujet (**1920**, p. 94).

Rapports et différences, v. même paragraphe, p. 60.

Périlogie. *Chorologie*. Le type de l'espèce provient du Lac Supérieur où il est commun parmi les *Cladophora* par 8-13 fathoms, à St. Ignace par 4-6 fathoms et à Slate Island par 6-8 fath. D'après Harger (**1874**), il a été recueilli par J.-W. Milner sur des algues, par 30 fathoms, dans la Thunder Bay du Lac Huron, et Huntsman (**1915**) le cite du Lac Ontario. Par contre, on ne peut ajouter comme provenances : Détroit River (Michigan) et Iowa ou New-York, car dans ces régions furent récoltés des variétés dont la position systématique est incertaine.

Bionomie complètement inconnue.

Phylogénie. v. même paragraphe, p. 61.

9. **Mancasellus macrurus** Garman 1890

(Fig. 114 à 134)

Mancasellus macrurus Garman **1890**, p. 28-30. — Richardson **1900**, p. 297. — Hay **1902**, p. 225, — Hay **1903**, p. 423-424, fig. — Richardson **1905**, p. 413-415, fig. 462-465. Zeleny **1907**, p. 324 et s.

Type de l'espèce. Sources du Kentucky oriental, Etats-Unis de l'Amérique Nord.

Matériaux étudiés. Etat de Tennessee (Etats-Unis d'Amérique). Nashville, I. E. Benedict legit, don de l'U. S. national Museum, Washington, N° 21821 ; 2 ♂ ad, 2 ♀ ad.

Dimensions. ♂ ad. : longueur, 10 mm. ; largeur maxima (péréionite VI-VII), 3 mm. ; antenne II, 6 mm. ; péréiopodes I, 2,8 mm. ; péréiopodes VII, 4, 3 mm. ; pléotelson, 3 mm. ; uropodes, 1,2 mm.

♀ ad. : longueur, 11 mm. ; largeur maxima (péréionites III-IV), 4,5 mm. ; antennes II, 7,5 mm. ; péréiopodes I, 3,1 mm. ; péréiopodes VII, 5 mm. ; pléotelson, 3,3 mm. ; uropodes, 1,3 mm.

D'après Richardson (1905, p. 413), la longueur atteindrait 12 mm.

Corps ellipsoïde-allongé, avec tête et pléotelson un peu plus étroits que les somites, présentant dans sa forme un dimophisme sexuel peu prononcé. Chez les ♂ ad. le corps est un peu plus de 3 fois plus long que large et il augmente légèrement de largeur jusqu'aux péréionites VI-VII pour s'atténuer dans le pléotelson ; chez la ♀ ov. le corps est un peu moins de 2 1/2 fois plus long que large et il augmente de largeur jusqu'au péréionite III, mais garde la même largeur jusqu'au pléotelson qui s'atténue vers l'extrémité.

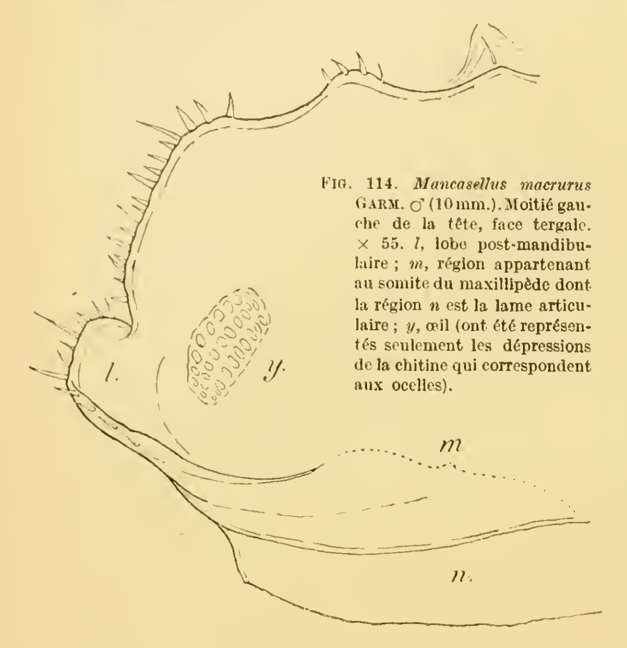


Fig. 114. *Mancasellus macrurus* Garm. ♂ (10 mm.). Moitié gauche de la tête, face tergale. × 55. *l*, lobe post-mandibulaire ; *m*, région appartenant au somite du maxillipède dont la région *n* est la lame articulaire ; *y*, œil (ont été représentés seulement les dépressions de la chitine qui correspondent aux ocelles).

Carapace assez mince, légèrement calcifiée, souvent remplie de concrétions en forme de rosettes très régulières. [Une crête médiane longitudinale très effacée sur le tergum.]

Ecaillure tergale discernable, mais faible, sur tout le corps et les appendices ; écailles arrondies, imbriquées, à bord libre un peu relevé et granulé, mais non pectiné. Soies tergales espacées et courtes (24 μ); soies tactiles spécialisées très espacées et courtes (80 μ) ; soies marginales postérieures irrégulièrement disposées, spiniformes, souvent très fortes, moyennes (50-80 μ) ; tiges marginales pleurales régulièrement disposées, très fortes, nombreuses, courtes (60-120 μ). Aucune différence sexuelle dans la chétotaxie.

Coloration. Les exemplaires étudiés, ayant longtemps macéré dans l'alcool, sont incolores. Garman (1890) décrit la teinte générale comme grise terne, les régions élargies de la tête et du corps étant plus pâles ; ce contraste s'accentue chez les jeunes dont la coloration se complique en outre par la présence de deux bandes longitudinales sombres de

chaque côté, l'une à la base de la crête longitudinale tergale médiane et l'autre juste en dedans de la partie élargie des somites. Les péréiopodes I des ♂ sont blancs tachetés de brun.

TÊTE du type *Asellus* mais modifiée par élargissement du bord externe qui forme une lame mince et large sur tout son pourtour. (Cette lame est simplement surajoutée au contour normal de la tête du type *Asellus* ; la tête paraît très large, les yeux sont moins marginaux et le lobe post-mandibulaire semble très grand).

Région occipitale trapézoïde, 2 fois (lobe post-mandibulaire compris) ou 1 5/6 (lobe non compris) plus large que longue ; angles antéro-externe arrondis ; bord antérieur excavé en face des ant. I et II ; bords latéraux subdroits jusqu'au niveau des yeux d'où part un très court lobe post-mandibulaire, tronqué, rectangulaire, un peu convexe en avant, à bord postérieur réfléchi vers le haut, qui augmente de 1/6 la largeur de la tête. Bord marginal de la région occipitale et du lobe post-mandibulaire garni d'une rangée de courtes épines. Bord postérieur subdroit, étroitement articulé avec le péréionite I, présentant une tendance manifeste à l'ankylose.

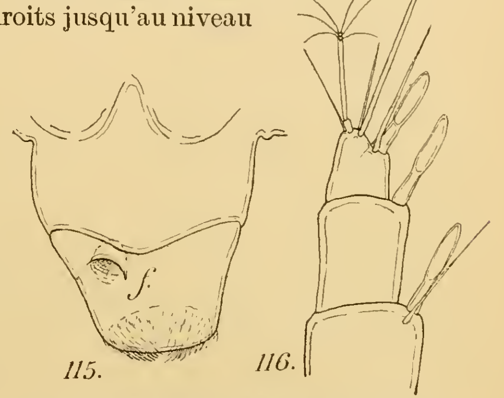


FIG. 115-116. *Mancasellus macrurus* GARM. ♂ (10 mm.). 115 : labre, face tergale. × 55 ; 116 : sommet de l'antenne I. × 220 ; *f*, fossette labroïdienne [c'est un apodème et non un organe.]

Somite du maxillipède complètement soudé à la tête du côté tergal, mais montrant sur les côtés des vestiges du sillon articulaire (fig. 114, *m* et 117) qui est bien visible au niveau du lobe post-mandibulaire et du côté sternal. [Le bord postérieur du lobe post-mandibulaire se continue par un sillon à double contour sur l'occiput jusqu'au delà des yeux (fig. 114 et 117) ; il est donc certain que le lobe post-mandibulaire est une formation occipitale limitée en arrière par le bord antérieur du somite du maxillipède ; mais la région postérieure de l'occiput, dans les formes sans sillon articulaire, est formée par le tergite du somite du maxillipède.]

Labre du type *Asellus*, avec fossette labroïdienne très développée et bord distal tronqué subdroit.

Yeux globuleux, saillants, formés par env. 30 ocelles, placés plus loin bord du que chez *Asellus*. [Ce déplacement est dû seulement à l'élargisse-

ment du bord, car les yeux ont conservé exactement les mêmes rapports avec les autres régions de la tête que chez *Asellus*].

Antennes I beaucoup plus courtes (1/3 ♂ ♀) que la hampe des ant. II.

Hampe. Longueur des art. : I = 2 1/5, II = 2 1/5, III = 1. Art. I très aplati tergo-sternalement (la face sternale plane, la tergale un peu bombée), à bord interne garni de 3 rangées de courtes épines, à bord distal pourvu d'env. 10 épines et de 1-2 tiges ciliées d'env. 9-10 cils. Art. II avec 3 rangées marginales longitudinales de soies, 2-3 soies distales et 2 longues tiges ciliées ; cet art. tend à prendre la forme de massue, le côté distal étant toujours plus ou moins, (mais toujours faiblement) renflé. Art. III à 2-3 soies distales courtes.

Fouet beaucoup (1/2 ♂ ♀) plus court que la hampe, à 8 art. chez le ♂ (10 mm.) comme chez la ♀ (11 mm.). Art. I un peu plus court que le suivant avec 2 tiges ciliées ; art. II un peu plus long que les autres, nu ; art. III et suivants avec 3 soies distales ; art. VII rudimentaire et fusionné, chez le ♂, avec le VIII ; dernier art. (VIII) rudimentaire avec 3 longues soies, 1 courte et 1 tige ciliée.

Lames olfactives beaucoup plus courtes que l'art. suivant, d'env. 56 μ de longueur, placées sur des socles saillants, au nombre de 4 chez le ♂ et la ♀, insérées sur les 4 avant-derniers art. successifs.

Antennes II plus (2/5 ♂ ♀) courtes que le corps.

Hampe. Art. I presque complet, très développé tergalement sous forme de lame quadrangulaire. [Cette apparence est due à l'élargissement des bords de l'angle distal-externe]. Art. I-IV sensiblement de même longueur, V=II+III+IV, VI=1 1/6 V. Art. V ♂ et ♀ avec 1 forte épine proximale et 1 forte distale au bord externe, de nombreuses fines soies marginales et distales, sans tige acoustique. Art. VI avec nombreuses soies marginales et distales et 3-4 tiges acoustiques distales.

Fouet beaucoup plus long (presque 2 fois ♂ ♀) que la hampe, à 35 art. chez le ♂ (10 mm.) et 38 chez la ♀ (11 mm.). Art. I 3 fois plus long que large.

Mandibule complètement redressée à gauche comme à droite ; corps mandibulaire avec quelques courtes soies sur la face sternale qui porte aussi une crête transversale, continuation du bord de l'apophyse dentaire apicale.

Lobe mandibulaire avec env. 12 tiges semi-pennées à gauche et env. 15 à droite dont les 7-8 plus externes épineuses et les autres sétifères.

Apophyse dentaire apicale gauche plutôt large, avec 4 dents ; apophyse médiane avec 4 dents.

Palpe manque complètement [il a disparu sans laisser de traces].

HYPOSTOME à angles médio-externes très effacés et nus.

MAXILLES I. *Lame externe* à 13 tiges distales et 1 courte soie insérée sur le bord sternal du côté interne de la lame de droite ; à gauche elle



FIG. 117. *Mancasellus macrurus* GARM. ♂ (10 mm.). Maxillipède droit et son somite étalé, face sternale. × 55. *A*, crochets ♂ (10 mm.). et ♀ ov. (11 mm.) × 220 ; *c*, coxa ; *m*, sternite, *n*, membrane articulaire, *t*, tergite rabattu du somite du maxillipède ; *o*, partie de l'occiput et lobe post-mandibulaire.

manque. Toutes les tiges sont dentées mais les plus externes ont les dents usées.

Lame interne. Région élargie 2 1/3 fois plus longue que large ; bord interne subdroit d'abord, puis formant un petit ventre médian ; bord distal avec 5 tiges dont les 3 médianes plus courtes, les plus externes étant du type fusoïde franc à sommet sétifère et les 2 internes du type cylindro-conique à sommet sétifère semi-penné.

MAXILLES II. Lobe interne à env. 10-11 tiges sternales, env. 11-12

tergales-externes, env. 24-25 tergales internes ; lobe moyen à env. 13 et lobe externe à env. 15 tiges.

Maxillipèdes du type *Asellus* sauf de très légères différences de forme. (Corps du maxillipède un peu plus ramassé et massif, bord interne de l'art. II du palpe moins élargi et saillant, épipodite à bord distal plus étroit et angle distal-postérieur saillant et aigu).

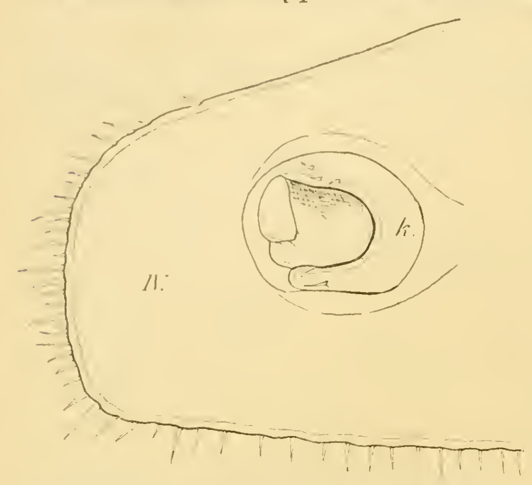


Fig. 118. *Mancasellus macrurus* Garm. ♂ (10 mm.). Région pleurale droite du péréionite IV, face sternale. × 55. *k*, coxa.

Coxa des ♀ ov. à angle proximal-interne pourvu d'un lobe charnu doublant la longueur de l'art. et aussi large que le tiers de sa largeur ; sommet du bord distal garni d'env. 25 longues tiges à moitié distale ciliée. Bord interne du coxa pilifère.

Epipodite à bord antérieur d'abord subdroit, puis onduleux à l'angle postérieur, à bord distal droit, angle distal-postérieur aigu et peu saillant chez le ♂, subdroit non saillant chez la ♀ ; bord antérieur avec env. 8 et distal avec env. 12 soies insérées sur toute sa longueur.

Lobe masticatoire à 6 crochets chez le ♂ et 5 chez la ♀ ; crochets des ♀ ov. nettement plus longs et minces.

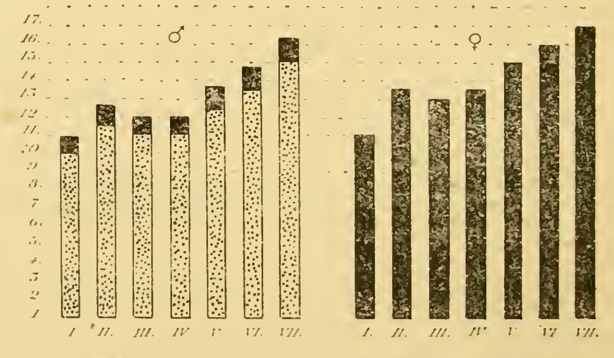


Fig. 119. *Mancasellus macrurus* Garm. Rapports de longueur des sept paires de péréiopodes chez un ♂ de 10 mm. et une ♀ de 11 mm. Le graphique ♂ indique en pointillé les longueurs réelles et en traits pleins ces longueurs rapportées à la taille de la ♀, c'est-à-dire à 11 mm.

Palpe. Longueur des art. : I = 1, II = 3, III = 1 1/2, IV = 2 1/3, V = 1 1/2. Bord externe de l'art. I avec 1-2 soies distales ; bord interne de l'art. II convexe, à peine débordant.

Phanères longs et nombreux formant 2 rangées sur les bords internes ;

♀ ov. avec les bords externe et interne du corps du maxillipède fortement pilifères, mais bord interne de l'épipodite nu.

PÉRÉION. Péréionite I un peu plus long que les autres qui sont subégaux. Les bords libres de tous les péréionites s'étalent en une lame qui dans les deux sexes augmente de moins de 1/3 la largeur normale du type



FIG. 120-121. *Mancasellus macrurus* GARM ♂ (10 mm.). Péréiopode I gauche. × 75. 120 : face antérieure ; 121 : face postérieure ; *a*, soies de la rangée longitudinale antérieure ; *d*, soies de la rangée distale transversale ; *g*, soie-guide ; *i a*, soies de la rangée inférieure formant la rangée submarginale antérieure ; *i p*, soies de la rangée inférieure formant la rangée submarginale postérieure ; *o*, organe dactylien ; *p*, soies de la rangée postérieure ; *s*, soies de la rangée supérieure ; *x*, soies hors série appartenant à la rangée submarginale antérieure *i a* ; *z*, soies hors série appartenant à la rangée submarginale postérieure ; 1, 2 et 3, phanères ensiformes.

Asellus [celle dépassant de très peu la distance comprise entre les insertions des péréiopodes. L'élargissement des somites est donc moindre que chez *M. tenax*.]

Angles antérieur et postérieur des péréionites I-III subdroits-arrondis et bords pleuraux (externes) légèrement convexes ; angles antérieurs des péréionites IV-VII de plus en plus obtus, angles postérieurs de plus en plus aigus vers l'arrière, bords pleuraux (externes) légèrement convexes.

Péréiopodes. Péréiopodes VII 1 1/3 fois plus long que le I dans les deux sexes ; péréiopodes VI et VII, à taille égale, de même longueur dans les deux sexes ; péréiopode VII seulement un peu plus long que le VI dans les deux sexes. Carpos II-VII sensiblement de même longueur que les propodos correspondants.

Coxa présent à tous les péréiopodes mais très petit et court. [Encore moins développé que chez *M. tenax*. Sur l'erreur des auteurs qui ont pris les élargissements des bords pleuraux pour des coxa, v. p. 34. Il est probable que la réduction des coxa, puis leur fusion complète avec le somite, sont des transformations progressives mécaniquement imposées par le développement de ces élargissements du bord pleural ; je reviendrai ailleurs sur ce sujet important.] Coxa I complètement soudé au somite, les autres moins soudés mais à peine mobiles, en tout cas réduits à un mince anneau dont le bord distal est vaguement lobé et porte quelques soies. [L'insertion des coxa sur le sternite se fait à la même place que chez *Asellus*, mais comme le bord du somite est fortement élargi, il semble que cette insertion a reculé vers la ligne médiane ; en réalité c'est le bord du somite qui s'est éloigné.]

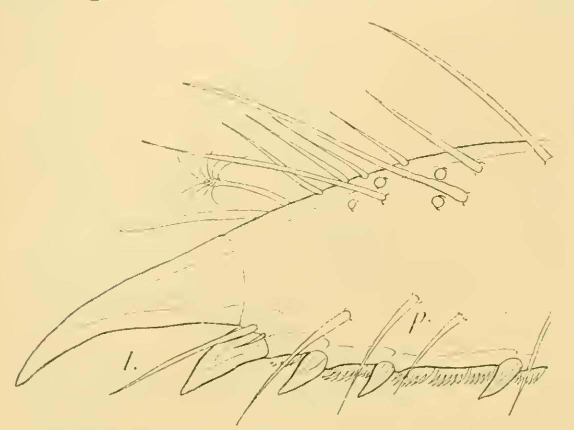


Fig. 122. *Mancasellus macrurus* Garm. ♂ (10 mm.). Sommet du dactylos du péréiopode I, face postérieure. × 220 *l*, lanière (la plus distale des soies de la rangée postérieure) ; *p*, soies de la rangée postérieure.

Péréiopodes I ♀. Propodos irrégulièrement ellipsoïde, 2 fois plus long que large, à bord inférieur subdroit car légèrement saillant au milieu, c'est-à-dire au niveau des phanères ensiformes. Rangée longitudinale inférieure de phanères très peu fournie et disposée comme suit :

A. — Rangée submarginale antérieure représentée par 1 soie.

B. — Rangée submarginale postérieure de 5 longues soies, dont la médiane (seconde distale) très longue et forte est la tige-guide principale.

C. — Rangée marginale de 3 courts mais larges phanères ensiformes dont le plus distal est le plus grand, insérés sur une légère saillie du bord.

Toute la région distale du bord garnie d'env. 20 écailles transformées en peignes réguliers à 4 dents.

[Rangées longitudinale antérieure de 2 et postérieure de 3 soies].

Dactylos replié dépassant le bord distal du carpos. Rangée longitudinale inférieure de 4 épines dactyliennes s'allongeant progressivement du côté distal et séparées par des intervalles garnis d'une rangée d'écailles pectinées. Rangée longitudinale postérieure de 4-5 fortes soies (très éloignées du bord inférieur) outre la lanière. Rangée longitudinale antérieure présente et formée de 3-4 soies insérées presque au milieu de la face antérieure. (Rangée longitudinale supérieure très fournie, de 6 soies proximales et 7-8 distales). Organe dactylien formé par 1 tige ciliée et 1 lisse.

Péréiopodes I des ♂ ad. Propodos irrégulièrement ellipsoïde, très trapu, 1 1/2 fois plus long que large au milieu, à bord inférieur déformé par une forte saillie proximale qui porte les phanères ensiformes, et par une courte apophyse triangulaire distale. Rangée longitudinale inférieure de phanères assez fournie, complètement dissociée et disposée comme suit :



Fig. 123. *Mancasellus macrurus* Garm. ♀ (11 mm.). Péréiopode I gauche, face antérieure × 75. Mêmes lettres que fig. 120-121 ; E, écailles du bord inférieur grossies. × 720.

A. — Rangée submarginale antérieure de 5 soies espacées qui occupent toute la longueur du bord [elle double donc dans la région proximale la rangée des phanères ensiformes (disposition néogénétique). On doit probablement adjoindre, à cette rangée, 2 soies (fig. 120, x) très éloignées du bord et très voisines de la rangée antérieure].

B. — Rangée submarginale postérieure d'env. 10 soies, dont 1 médiane très forte et longue est la tige-guide. [On doit probablement adjoindre à cette rangée 3 soies (fig. 121, z) très éloignées du bord et très voisines de la rangée postérieure.]

C. — Rangée marginale de 3 (gauche) ou 4 (droite) phanères ensiformes, très courts et larges, dont le plus distal est le plus fort, le plus aplati et le plus large, insérés sur une forte apophyse tronquée du bord proximal. Le secteur distal du bord est garni de rangées continues d'écailles en forme de peigne régulier à 5-6 dents. Ce secteur a un bord fortement concave, puis du côté distal une courte apophyse triangulaire qui n'est pas même ébauchée chez la ♀ [pas plus que chez *M. tenax*].

[Rangée longitudinale antérieure de 2 courtes soies, postérieure de 3 soies, supérieure de 9-10 fortes soies].

Dactylos replié dépassant le bord distal du carpos. Rangée longitudinale inférieure de 6 épines dactyliennes, courtes, coniques, semblables à celles des ♀, séparées par des intervalles garnis d'écailles régulières, pectinées, dont les dents se courbent vers le côté distal [ce qui est une loi générale pour toutes les écailles du dactylos ; sur le propodos les écailles ont des dents droites]. Rangée longitudinale postérieure très éloignée du bord, de 7-8 longues soies outre la lanière (stade ancestral). Rangée longitudinale antérieure de 5-6 soies moyennes (stade ancestral parfaitement conservé). [Rangée longitudinale supérieure particulièrement fournie et curieusement dissociée en 6-7 soies marginales distribuées sur tout le bord et 10-12 submarginales et postérieures dont 4-5 proximales et 6-7 groupées du côté distal sur 2 rangées.] Organe dactylien formé par une tige ciliée et une tige lisse auxquelles semble se joindre une tige un peu écartée mais située sur la face antérieure.

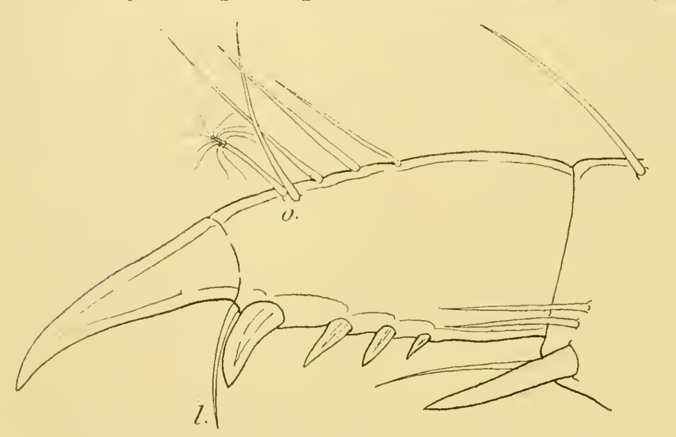


FIG. 124. *Mancasellus macrurus* GARM. ♂ (10 mm.). Dactylos du péréiopdoe VII droit, face antérieure. × 220 ; *l*, lanière ; *o*, organe dactylien.

Péréiopode IV *des* ♂ *ad.* non modifié, de même longueur que les deux précédents, de même forme et pourvu des mêmes phanères.

Observations générales. — Tous les péréiopodes sont relativement courts et trapus avec les articles relativement peu aplatis et non déformés. Les

phanères sont en général forts, plutôt spiniformes et très nombreux.

Basis à crêtes relativement faibles et à peu (2-3) de tiges ciliées ; ischium avec gouttière large, mais peu profonde ; méros allongé avec bord distal médiocrement développé ; dactylos II-VII avec 4 épines dactyliennes dans les deux sexes dont la plus distale est grande mais ne dépasse pas le tiers de la grandeur de l'ongle. [La double griffe n'est qu'ébauchée.] Lanière double car à sa base est insérée une petite soie. Organe dactylien formé par 1 tige ciliée à 10 cils et 1 tige lisse, sans tige satellite.

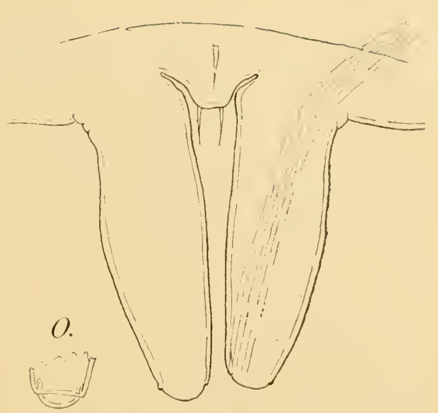


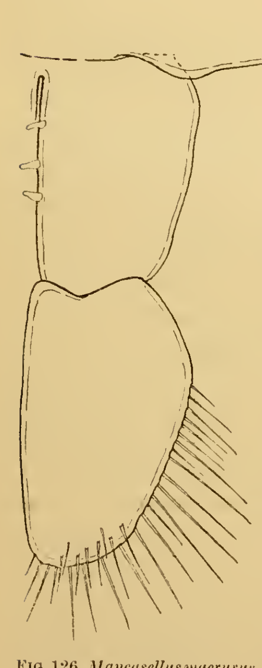
FIG. 125. *Mancasellus macrurus* GARM. ♂ (10 mm.). Pénis, face sternale ; le cordon spermatique n'a été figuré qu'à gauche. × 110. *O*, sommet avec l'orifice, face tergale.

OOSTÉGITES très grands, le III aussi large que la largeur du somite ; rachis simple ; bord antérieur de l'oost. I garni de quelques soies. [L'intestin de la ♀ ov. était plein de sable.]

ŒUFS petits : 81 embryons chez une ♀ de 11 mm.

PENIS médiocres, subcylindriques (légèrement renflés au milieu), sans gibbosité, insérés l'un contre l'autre de chaque côté de la ligne médiane sternale. [Ils ne se croisent donc pas comme chez *Asellus* mais s'affrontent par leur bord interne].

PLÉON. Pléonites I et II sensiblement de même longueur, avec pseudo-épimères arrondis et nus. [Les auteurs, dont RICHARDSON (1905, p. 414), prétendent à tort qu'il n'y a qu'un seul pléonite, ce qui démontre qu'ils ne se rendent pas compte de l'importance qu'il faut attribuer à ce caractère dans le groupe des Isopodes].


FIG. 126. *Mancasellus macrurus* GARM. ♂ (10 mm.). Pléopode I gauche, face sternale. × 75.

PLÉOPODES. *Pléopodes* I ♂. Sympodite quadrangulaire, 1 1/2 fois plus long que large, à angles plus ou moins droits (le distal interne non débordant), à bord distal subdroit et onduleux (mais non oblique), à bords interne droit et externe légè-

rement convexe. Appareil d'accrochage à 3 (gauche) ou 2 (droite) crochets. Pas d'autres phanères. Les deux sympodites sont soudés ensemble du côté proximal.

Exopodite irrégulièrement ovalaire, 1 1/2 fois plus long que large au milieu, un peu (1/8) plus long et plus large que le sympodite, atténué du côté distal ; bord externe convexe, bord interne subdroit ; angle proximal-interne presque droit, saillant mais non débordant. Deux rangées de quelques soies lisses submarginales sur le bord distal ; une rangée continue d'env. 22 soies lisses, de longueur médiocre, sur les 2/3 distaux du bord externe et sur tout le bord distal. Les exopodites s'affrontent par leur bord interne et sont légèrement tournés vers l'extérieur.

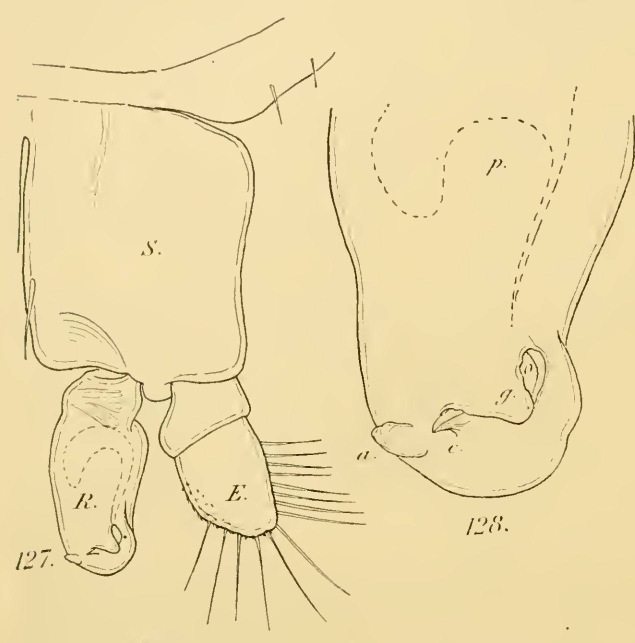


Fig. 127-128. *Mancasellus macrurus* Garm. ♂ (10 mm.). Pléopode II gauche, face sternale. 127 : pléopode entier × 75 ; 128, pointe de l'organe copulateur × 220 ; *a*, languette chitineuse (plis du milieu du bord distal de l'endopodite lamellaire primitif) ; *c*, crochet faisant partie de la lèvre externe ; *E*, exopodite ; *g*. lèvre interne ou sternale (portion de l'angle distal-interne de l'endopodite lamellaire primitif) ; *o*, orifice sternal ; *p*, saillie de la paroi interne de la vésicule ; *R*, endopodite ; *S*, sypmodite.

Pléopodes II ♂. Sympodite quadrangulaire, 1 1/5 fois plus long que large, 1 1/6 fois plus long et 1 1/2 fois plus large que le sympodite I ; bords distal et proximal droits, bords interne et externe droits ; angles subdroits-arrondis. Bord interne entier (sans gouttière), avec une soie lisse submédiane. Coin distal-interne un peu excavé.

Exopodite 1 1/3 fois plus court et 2 1/4 fois plus étroit que le sympodite, 1 1/3 fois plus court et plus étroit que l'exopidite I. Article proximal court, irrégulièrement quadrangulaire, avec les angles distaux un peu débordants et largement arrondis ; bord externe nu. Article distal irrégulièrement quadrangulaire, 1 1/3 fois plus long que large, 1 2/3 fois

plus long et un peu plus étroit que le proximal ; bord externe subdroit, bords interne convexe et distal oblique. Bord externe garni au milieu d'une rangée de 8 et distal de 6 tiges lisses et longues comme l'art. Toute la région interne est garnie de petites écailles pectinées.

Endopodite (organe copulateur) (fig. 128) en forme de bouteille irrégulièrement pyriforme, 2 fois plus long que large au milieu, un peu (1/8) plus long et aussi large que l'exopodite. Cul de la bouteille rétréci, irrégulier, à peine excavé, non débordant du côté externe, pourvu du côté tergal d'une apophyse saillante, arrondie et large. Corps de la bouteille à région proximale un peu dilatée et arrondie, et à région distale un peu atténuée et un peu recourbée vers le bas (vers le côté sternal). Goulot court, gros, plissé du côté externe, pourvu d'un orifice complexe. Du côté sternal, près du sommet de l'organe, s'ouvre une fente (*o*) en forme de boutonnière ; sa lèvre sternale (*g*) forme du côté distal un lobe triangulaire ; de sous le lobe pointe un crochet formé par une paroi chitineuse repliée en gouttière, crochet qui appartient à la lèvre tergale. Du côté interne est un lobe (*a*) massif et arrondi.

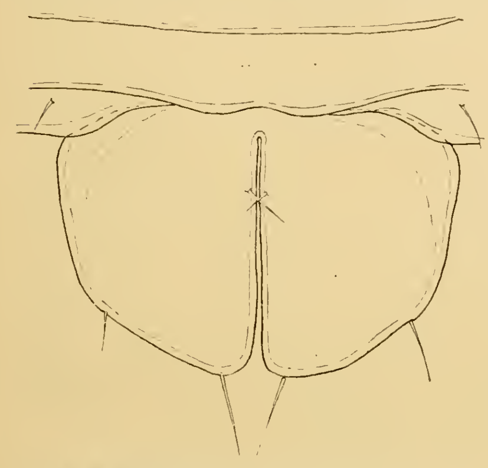


Fig. 129. *Mancasellus macrurus* Garm. ♀ (11 mm.). Pléopode II, face sternale. × 55.

Vésicule interne pyriforme, à parois minces, dont la cavité est à moitié comblée par une forte saillie de la paroi interne, apophyse en forme de massue dont la surface est nue (sans écailles sétiformes).

Pléopode II ♀ subtrapézoïde, 1 1 /3 fois plus long que large à la base ; 3 1/2 fois plus court et 2 2/3 fois plus étroit que l'exopodite III ; bord interne droit, externe et distal un peu obliques ; angle proximal-externe subdroit, distal-externe obtus, tous arrondis. Seulement deux fortes tiges lisses, l'une apicale, l'autre à l'angle distal-externe. L'articulation avec le sternite se fait de chaque côté de la ligne médiane sternale par l'angle proximal-interne ; les deux angles ont fusionné soudant ainsi les deux exopodites dans leur région proximale ; les bords internes s'affrontent

sur toute leur longueur. L'appendice doit être peu mobile, car les muscles sont peu développés.

Pléopodes III. Exopodite 1 3/4 fois plus long que large, non bombé (mais plat), légèrement atténué du côté distal, à bord interne droit, externe fortement convexe, angle proximal-interne subdroit, saillant et très débordant. Articulation très oblique (au lieu de transverse), partant de l'angle distal-interne même et arrivant au milieu du bord externe, de sorte que l'article proximal est sub-triangulaire et beaucoup (3 fois) plus grand que le distal qui a la forme d'un petit secteur de cercle ; gouttière du bord interne

130. 131. 132.

FIG. 130-132. *Mancasellus macrurus* GARM. ♂ (10 mm.). Pléopodes postérieurs gauches, face sternale. × 27. 130 : pléopode III ; 131 : pléopode IV ; 132 : pléopode V ; I, article proximal ; II, article distal.

large, profonde et s'étendant sur toute la longueur du bord interne de l'art. I (comme chez le type *Asellus*) donc sur toute la longueur du bord interne de la rame (voir observation de la p. 41). Une rangée serrée d'env. 24 minces tiges s'insère sur le bord externe de l'art. I, suivie d'une rangée d'env. 53 sur les bords externe et distal, soit env. 80 en tout ; 2-3 rangées submarginales de soies garnissent le bord distal, une rangée de fortes soies le bord interne et plusieurs rangées de soies fines l'aire interne de la rame. Endopodite subovoïde, 1 3/4 fois plus long que large, 1 1/3 fois plus court et plus étroit que l'exopodite. [L'exopodite forme un couvercle plat, complet et bien ajusté sur toute la cavité du pléotelson].

Pélopodes IV. Exopodite ayant la forme de l'exopodite III du type

Asellus (son bord proximal est oblique et non transverse comme dans l'exopodite III), 1 1/2 fois plus long que large, 1 1/4 fois plus court et 1 1/8 fois plus étroit que l'exopodite III. Vestige de sillon articulaire à la limite du premier tiers du bord externe (situation primitive). [Les deux sillons convergeants qui délimitent un lobe distal-externe ne sont pas des sillons articulaires.] Une rangée continue d'env. 70 longues soies lisses sur tout le bord externe y compris le lobe distal. Endopodite ellipsoïde, 1 1/3 fois plus court et étroit que l'exopodite.

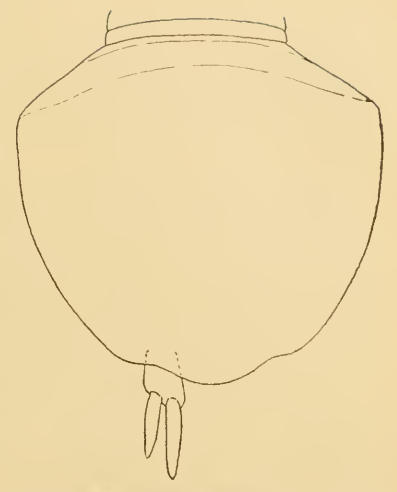


Fig. 133. *Mancasellus macrurus* Garm. ♂ (10 mm.). Pléotelson et uropode gauche, face tergale. × 16.

Pléopodes V. Exopodite ellipsoïde 1 3/4 fois plus long que large, un peu plus court et 1 1/4 fois plus étroit que le IV. Suture articulaire complète et rapprochée du bord proximal (d'où résulte un art. proximal presque 2 fois plus petit que le distal.) Une rangée d'env. 4 soies longues et lisses sur le bord externe de l'article proximal. Endopodite ellipsoïde, 1 1/4 fois plus court et étroit que l'exopodite.

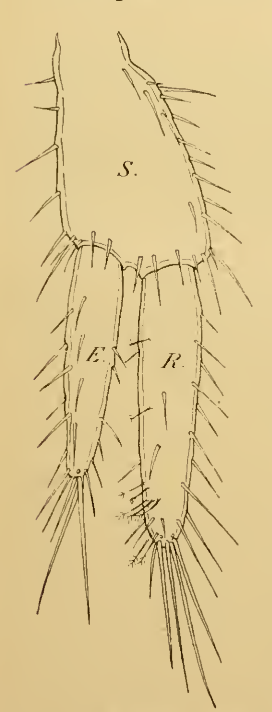


Fig. 134. *Mancasellus macrurus* Garm. ♂ (10 mm.). Uropode gauche, face tergale. × 55. *E*, exopodite; *R*, endopodite; *S*, sympodite.

Uropodes très courts dans les deux sexes, 2 3/4 fois plus courts que le pléotelson. Sympodite subtrapézoïde à bord distal élargi, 1 2/3 fois plus long (depuis l'insertion) que large, garni de nombreuses soies spiniformes. [L'insertion sternale paraît très éloignée du bord distal car ce bord est très élargi, mais en réalité l'articulation se fait au même endroit que chez *Asellus* et conserve les mêmes rapports avec l'anus.] Pas de soie tergale très longue au milieu du bord distal. Uropodites subcylindriques étant un peu renflés au milieu. Exopodite 1 1/6 fois plus court et étroit que l'endopodite, garni de soies spiniformes, avec un bouquet apical de soies dont 2 très longues. Endopo-

dite un peu plus long que le sympodite à bord interne entier garni de soies lisses, à sommet pourvu de soies dont 3 très longues ; les tiges acoustiques forment à partir du sommet une rangée transversale de 3, une autre toujours transverse de 2 et le milieu du bord externe porte encore 2 tiges acoustiques isolées.

Pléotelson en forme d'hexagone irrégulier (le côté proximal est 2 fois plus large que le bord distal) avec tous les angles arrondis, presque aussi large à la base que long. Pointe du telson très largement arrondie et peu saillante. Bord garni de nombreuses et courtes épines.

Dimorphisme sexuel au début de la différenciation.

♂ : de même taille ou peut-être un peu plus petit ; région postérieure du corps un peu plus élargie ; ant. I, ant. II, péréiopodes, uropodes, de même longueur ; péréiopode I à propodos plus volumineux et plus différencié, à bord inférieur pourvu de deux apophyses, à rangée inférieure de phanères plus dissociée et plus fournie ; épines dactyliennes plus nombreuses au dactylos I, mais à peine plus courtes et de même forme ; péréiopode IV non transformé en crochet nuptial.

♀ : région médiane du corps à peine plus élargie (élargissement fonctionnel dû à la présence de la poche incubatrice) ; coxa des maxillipèdes des ovigères avec un lobe sétifère médiocre ; péréiopode I à propodos un peu plus allongé et aplati qu'aux autres péréiopodes, à bord inférieur à peine déformé, à rangée inférieure de phanères dissociée, mais très peu fournie.

Taxonomie. *Historique.* Cette espèce a été découverte par Garman (**1890**) dans les eaux vives du Kentucky oriental et décrite par ce naturaliste. Hay (**1903**) et Richardson (**1905**) ont plus ou moins modifié et complété sa description primitive. Mais tous ces documents sont trop insuffisants pour le but que je poursuis ; je n'ai pas pu, à mon grand regret, me dispenser d'une nouvelle description.

Rapports et différences. Ne pouvant comparer cette espèce qu'avec *M. tenax*, la seule suffisamment décrite, je vais être très bref. Les deux *Mancasellus* présentent l'élargissement des bords pleuraux qui semble caractériser tout le groupe, mais *M. tenax* est beaucoup plus évolué dans ce sens que *M. macrurus*. Par contre, la spécialisation des péréiopodes I est plus avancée chez *M. macrurus* qui montre également un dimophisme plus accentué de ces appendices ; et la même spécialisation plus accentuée s'observe dans les pléopodes II des ♂. Ces deux espèces, séparées depuis longtemps du tronc commun, évoluent dans des sens très divergents,

mais dans des directions qui sont parallèles à celles de certaines formes du genre *Asellus*.

Périlogie. *Chorologie.* D'après Garman, Hay et Richardson, cette espèce a été trouvée dans les régions suivantes :

Kentucky : abondante dans les sources et eaux vives ; à la sortie d'Echo River (Mammoth cave). — *Tennessee* : abondante sous les pierres et les bois pourris immergés, à la sortie de Nickajak cave. — *Georgia* : John Ross spring (Rossville). — *Ohio* : Old Mill Devils Back bone, Red Bank (Hamilton County) ; Batavia junction ; Westwood (Cincinnati). — La teneur de cette liste indique que la chorologie de cette espèce est encore fort mal connue.

Bionomie inconnue. Il semble cependant d'après les observations de Hay (1902, 1903) que *M. macrurus* recherche les eaux froides ; on le trouve dans les griffons et il manque ou est peu abondant à 20-30 pieds plus loin. Cela explique pourquoi on le trouve à la sortie des rivières souterraines.

Phylogénie. On connaît déjà 5 ou 6 espèces de *Mancasellus*, mais leurs descriptions sont si insuffisantes que je m'abstiens prudemment d'esquisser une histoire de ce groupe, car elle risquerait trop de n'être qu'une légende. Il est même hasardeux de faire des hypothèses sur son origine, car le groupe des *Asellus* américains, d'où probablement il dérive, est fort mal connu.

Quelques réflexions sur la taxonomie et sur l'utilité qu'il y a de tenir compte de ses résultats dans les études de biologie générale et expérimentale

La taxonomie est en défaveur dans les « hautes sphères » biologiques. Il est exact que dans l'ancien temps cette discipline fut traitée par les systématistes dans l'esprit borné et dépourvu de toute vue générale qui règne parmi les collectionneurs quelconques, que ce soit de timbres-poste ou de plats à barbe. Il est exact aussi, qu'actuellement encore, il est des taxonomistes qui procèdent de la même manière puérile et non inoffensive car encombrante, mais c'est une grave erreur de croire que le travail taxonomique ne puisse se faire autrement et que la science taxonomique n'ait pas le droit de prétendre à bonne place parmi les disciplines scientifiques.

Qu'il faille reprendre la classification des biotes suivant de nouvelles

normes, ce n'est pas moi qui le nierais puisque depuis nombre d'années je m'efforce dans ce labeur de rénovation ; mais de là à proclamer que son intérêt est, sinon nul, du moins médiocre, et que la discipline qui s'en occupe est d'ordre inférieur, il y a loin.

Chaque fois qu'une lumière nouvelle jaillit au firmament scientifique, toute l'œuvre des anciens est à remettre sur chantier, et en même temps les nouveaux points de vue qui surgissent provoquent la séparation de nouvelles disciplines du tronc primitif. Ces nouvelles venues sont « à la mode »; d'illustres augures proclament que ce sont les seules voies qui conduisent à ces lieux d'intégrale félicité scientifique où il n'y a plus d'énigmes, et les foules moutonnières des laboratoires s'y précipitent, crédules et intolérantes. Mais les promesses de ces sortes de brahmanes sont aussi décevantes que celle des autres, car le nirvâna n'est pas atteint; les nouvelles disciplines, après avoir montré un accroissement rapide, arrivent comme leurs aînées à cette borne fatale qu'on fait péniblement reculer sans pouvoir la dépasser. Cependant, du fonctionnement normal des disciplines anciennes ou plus récentes, résultent de nouvelles lumières et de nouvelles méthodes, et derechef paraissent nouvelles voies, neuves disciplines, vieux brahmanes, jeunes crédules, comme racornis misonéistes, d'où fermentation exacerbée aboutissant aux crises coutumières, à la joie grande, mais combien fallacieuse, des obscurantistes de tous poils, exploitateurs de la «faillite de la science». Ainsi va la découverte scientifique, comme toute œuvre humaine, mais il n'en reste pas moins, après chaque effondrement, parmi les débris d'hypothèses, de sottises, de théories et d'abstractions de quintessence, quelques solides matériaux d'inestimable valeur.

Il n'y a donc pas lieu de s'émouvoir de ce que des pontifes excités et tumultueux proclament que seule l'hyperzoologie doit être adorée et que la seule voie qui mène à la vérité biologique est cette expérimentation, souvent simpliste, fréquemment désordonnée, qu'on groupe sous les appellations de biomécanique, de génétique, et autres vocables qui sonnent bien, mais un peu creux. De ce que ces hommes considérables affirment que « la zoologie est faite » et que la taxonomie est achevée depuis longtemps, il ne peut en résulter que la preuve de leur incompétence, car la vérité est que ces deux disciplines sont à refaire presque entièrement.

D'autre part, la taxonomie est, pour qui veut réfléchir, une des dis-

ciplines biologiques les plus synthétiques. Le taxonomiste qui se propose de faire œuvre scientifique doit utiliser tous les résultats des autres disciplines qui s'occupent des êtres vivants. Il doit tenir compte, pour arriver à ses fins, de tous les caractères des biotes, qu'ils soient morphologiques, anatomiques, histologiques, ontogéniques, physiologiques, œcologiques, éthologiques, en un mot : quels qu'ils soient, que leur découverte soit due à l'observation ou à l'expérimentation ; car, pour les caractères, seule vaut la distinction entre ceux qui sont utilisables et ceux qui ne le sont pas ; il doit s'efforcer de situer, aussi exactement que possible, son espèce dans l'espace comme dans le temps, car l'espèce est une entité essentiellement historique. Et à ce taxonomiste honni par les pontifes irréfléchis et par les hyperzoologistes immatures qui leur servent d'enfants de chœur, échoira forcément une bonne part de la découverte des modalités de l'évolution, car il procède de façon logique et scientifique, en suivant pas à pas, dans le temps et dans l'espace, les transformations des lignées homogènes ; il utilise donc un matériel adéquate et concret, suivant la seule méthode qui ait fourni à la science des résultats durables et qui consiste à généraliser des faits convenablement sériés avec un minimum d'interpolation intellectuelle.

Il est vrai que la taxonomie telle que je la conçois, et que j'essaye de pratiquer, n'est pas plus faite que la zoologie ; elle est à peine à ses débuts. Néanmoins, il y a déjà des faits acquis que les hyperzoologistes ont grand tort de négliger. C'est pour le démontrer que j'ai publié (**1919**, p. 31-35) la lamentable histoire d'*Asellus aquaticus auct.* ; pour renouveler ma démonstration, je vais maintenant citer un exemple se rapportant à *Mancasellus macrurus.*

Zeleny (**1907**) se proposa d'étudier « la direction de la différenciation dans le développement ». Il prend comme matériel d'étude le premier appendice venu du premier Crustacé rencontré, en l'espèce l'antennule d'un Isopode qu'un collègue versé dans la taxonomie lui détermine comme *Mancasellus macrurus.* Je vais résumer l'idée que Zeleny se fait de cette antennule, organe sur lequel il doit expérimenter; je mets entre crochets mon humble avis sur ses diverses affirmations.

Antennule des adultes [aucun compte n'est tenu du sexe] pourvue de 10-11 « segments » [aucune mention n'est faite de la distinction très importante, surtout au point de vue biomécanique, entre hampe et fouet; plus loin il en est parlé de façon complètement erronée].

Segment basal [art. I de la hampe] à plusieurs épines et 3 ou plus de

« tastehairs » [ce sont des tiges nommées acoustiques et non de simples poils tactiles].

Segment 2 [art. II de la hampe] à nombreuses épines et 3 ou plus de « tastehairs » [tiges acoustiques].

Les autres segments constituent le fouet [inexact, la hampe est constituée par 4 art. très différents des art. du fouet tant au point de vue morphologique et physiologique qu'au point de vue ontogénique].

Segment 3 [art. III de la hampe] à quelques épines.

Segment 4 [art. IV de la hampe au point de vue anatomique et ontogénique et art. I du fouet au point de vue morphologique et physiologique ; cet art. considéré comme I art. du fouet par tous les taxonomistes a subi en réalité une transformation néogénétique] avec 1 ou sans épines et souvent [erreur ! il faut dire toujours] 2 poils sensitifs [tiges acoustiques] au bord distal.

Segment 5, noté X. 6, plus long que le 4, souvent sans épines et poils [toujours sans tiges acoustiques ; c'est l'art. prolifère et le premier art. vrai du fouet].

Segment 6, 7, 8, avec un « sensorial bulbe » [lame olfactive] et 1 épine.

Segment 9 à un bulbe sensitif [lame olfactive], d'ordinaire sans épines.

Segment terminal, portant épines, « tastehairs » et « sensorial bulbe » [erreur ! chez cette espèce *seulement,* le segment terminal résulte de la fusion, incomplète d'ailleurs, du pénultième art. pourvu d'une soie et d'une lame olfactive et du véritable art. terminal, comme toujours muni de quelques soies et d'une tige acoustique].

Zeleny étudie ensuite l'antennule des jeunes depuis l'éclosion, mais lui applique la même interprétation erronée. Je n'insiste pas et j'arrive à la conclusion. Il déclare qu'il y a deux périodes distinctes dans le développement des antennules. Pendant la première période, la progression de la différenciation se fait de la base vers le sommet ; pendant la seconde, elle se fait du sommet vers la base. [En réalité, les choses ne se passent pas ainsi. L'appendice se différencie en une hampe et en un fouet ; la hampe se divise ensuite en 4 art. ; que l'apparition des sillons articulaires se fasse plus ou moins régulièrement, cela n'a pas d'importance et varie spécifiquement. Le fouet possède, comme tous les fouets, une région basale prolifère qui forme successivement les art. et la raison de ce processus est toute mécanique et actuelle].

Quant aux développements ultérieurs de la conclusion, ils ne nous apprennent rien de neuf.

Voilà donc ZELENY embarqué sur les ondes traîtresses et agitées de l'hyperzoologie avec un dangereux bagage d'erreurs zoologiques et taxonomiques. Est-il parvenu sain et sauf au port désiré ou bien a-t-il sombré à cause de sa cargaison dans le vaste océan des erreurs biologiques où tant de confrères l'ont précédé ? Je l'ignore, car je n'ai pas eu le loisir de le suivre dans la narration de ses aventures expérimentales.

AUTEURS CITÉS

1886. BOVALLIUS (C.). Notes on the family *Asellidae.* [*Bih. K. Svenska Vet. Akad. Handl., Stockholm*, t. 11, n° 15, p. 1-54.]

1890. GARMAN (H.). A new fresh-water Crustacean. [*Bull. Essex Inst. Salem* (*Mass.*), t. 22, p. 28-30, fig. A, D, F, H, J.]

1874. HARGER (O.) Voir SMITH **1874**.

1874 *a.* HARGER (O.). On a new genus of Asellidae. [*Amer Journ. Sc. and Arts New-Haven* (3), t. VII, p. 601-602.]

1876. HARGER (O.). Description of *Mancasellus brachyurus*, a new fresh-water Isopod. [*Amer. Journ. Sc. and Arts. New-Haven* (3), t. XI, p. 304-305.]

1882. HAY (O.-P.). Notes on some fresh-water Crustacea together with descriptions of two new species. [*Amer. Natural. Philadelphia*, t. 16, p. 241-242.]

1902. HAY (W.-P.). Observations on the Crustacean fauna of the region about Mammoth Cave, Kentucky. [*Proc. U. S. Nat. Mus. Washington*, t. 25, p. 223-236].

1903. HAY (W.-P.). Observations on the Crustacean fauna of Nickajack Cave (Tennenessee) and vicinity. [*Pr. U. S. Nat. Mus. Washington*, t. 25, p. 417-428.]

1915. HUNTSMAN (A.-G.). The fresh-water Malacostraca of Ontario [*Contr. Canad. Biol.* 1911-1914, fasc. II, *Rep. Dept. Marine and Fisheries, Ottawa*, t. 47, suppl. p. 145-163, fig.]

1919. RACOVITZA (E.-G.). Notes sur les Isopodes. — 1. *Asellus aquaticus* auct. est une erreur taxonomique. — 2. *Asellus aquaticus* L. et *A. meridianus* n. sp. [*Arch. Zool. exp., Paris*, t. 58, Notes et Revue, p. 31-43, fig. 1-12.]

1919 *a.* RACOVITZA (E.-G.). Notes sur les Isopodes. — 3. *Asellus banyulensis* n. sp. — 4. *A. coxalis* Dollfus. — 5. *A. coxalis peyerimhoffi* n. subsp. [*Arch. Zool. exp., Paris*, t. 58, Notes et Revue, p. 49-77, fig. 13-51.]

1920. RACOVITZA (E.-G.). — Notes sur les Isopodes. — 6. *Asellus communis* Say. — 7. Les pléopodes I et II des Asellides ; morphologie et développement [*Arch. Zool. exp., Paris*, t. 58, Notes et Revue, p. 79-115, fig. 52-84.]

1900. RICHARDSON (H.). Synopsis of North-American Invertebrates. VIII. The Isopoda. [*Amer. Naturalist, Boston*, t. 34, p. 207-230, 295-309.]

1905. RICHARDSON (H.). A monograph of the Isopoda of North-America. [*Bull. U. S. Nat. Mus., Washington*, N° 54, 53 + 727 p., 740 fig.]

1871. Smith (S.-J.) and A.-E. Verrill. Notice of the Invertebrata dredged in Lake Superior in 1871 by the U. S. Lake Survey, under the direction of Gen. C. B. Comstock, S.-J. Smith naturalist. [*Amer. Journ. Sc. and Arts, New-Haven* [3] t. 11, p. 448-454.]

1874. Smith (S.-J.). The Crustacea of the fresh-waters of the United States. [*Rep. U. S. Commis. Fish and Fisheries, Washington*, 1872-1873, t. 2, p. 637-665.]

1886. Underwood (L.). List of the described species of fresh-water Crustacea from America North of Mexico. [*Bull. Ill. state lab. nat. hist. Champaign*, t. 11, p. 358-364.]

1907. Zeleny (C.). The direction of differentiations in development. 1. The antennule of *Mancasellus macrurus*. [*Arch. Entw.-mech. Leipzig*. t. 23, p. 324-343, pl. 6-12.]





ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT ET E. G. RACOVITZA
Professeur à la Sorbonne
Directeur du Laboratoire Arago
Professeur à l'Université de Cluj,
Directeur de l'Institut de Spéologie

Tome 59. NOTES ET REVUE Numéro 3.

VIII

NOTES SUR *OPISTHOPATUS CINCTIPES* PURCELL

III. LES GLANDES SALIVAIRES

PAR

O. DUBOSCQ

Professeur à la Faculté des Sciences de Montpellier.

Reçue le 30 Juin 1920.

Les glandes salivaires des Péripates furent mal comprises par les premiers zoologistes qui les décrivirent. GRÜBE (1853) les représenta comme deux canaux latéraux moniliformes, dont il ne connaissait pas les orifices. Il en faisait cependant des organes glandulaires, tandis que MOSELEY (1874) les prenait pour des corps adipeux. BALFOUR (1883) en donna une description encore insuffisante, mais restée classique. Pour lui, les glandes salivaires sont deux tubes simples, qui s'étendent droit en arrière en longeant les cordons médullaires dans plus de la moitié de la longueur du corps. En avant, au niveau de la première paire de pattes, ils se recourbent et se dirigent transversalement pour s'unir en un court canal commun, qui est un diverticule de la cavité buccale. La partie

glandulaire de ces tubes, formée de hautes cellules contenant des globules réfringents, ne commence qu'en arrière du point où ils se recourbent. La partie recourbée doit être considérée comme un canal purement excréteur.

Les embryologistes arrivèrent à d'autres résultats. KENNEL (1886) démontra d'une façon serrée la valeur néphridienne des glandes salivaires et insista sur le fait qu'elles conservent pendant tout le développement la structure de la néphridie. Il y trouvait donc un entonnoir mésodermique s'ouvrant dans le cœlome et un canal ectodermique destiné à former la partie tubulaire de la glande définitive. Et il ajoute : « Il est remarquable que, ultérieurement, chez le Péripate développé, ce qui jusqu'ici a été méconnu par tous les observateurs, l'entonnoir segmentaire de la glande salivaire persiste encore. On le trouve à l'endroit primitif, ou un peu en arrière, comme un court cœcum longeant la glande obliquement de son point d'attache vers l'avant. » SEDGWICK (1888) rectifie sur quelques points la description de KENNEL. Pour lui, la néphridie tout entière provient du mésoderme, et il retrouve dans la glande salivaire ce qu'il rencontre dans toutes les néphridies, un saccule terminal, reste du sac cœlomique. Ce saccule est relié au tube glandulaire par un petit canal latéral, méconnu par les anatomistes, et qui, dit-il, persiste chez l'adulte.

EVANS (1901) trouve aux glandes salivaires d'*Eoperipatus* des sacs cœlomiques terminaux, à paroi épaisse, syncytiale, et qui seraient énormes, mais sa description sans figures n'est pas précise, de sorte que STANLEY KEMP (1914), retrouvant dans son *Typhloperipatus* une cavité périglandulaire apparemment homologue, mais asymétrique, se demande s'il ne s'agit pas d'espaces artificiels. « BOUVIER, dit-il, ne paraît pas regarder la présence de ces sacs dans *Eoperipatus* comme une structure de quelque importance, puisqu'il n'en parle nulle part dans son mémoire. »

BOUVIER (1902-1905) considère, en effet, avec BALFOUR, les glandes salivaires comme deux tubes simples. Il n'y voit annexé aucun sac cœlomique. S'il signale chez les *Peripatus*, au voisinage de l'atrium buccal, un réservoir de la glande salivaire, ce n'est qu'un diverticule ectodermique, déjà vu par EVANS (1901) chez les *Eoperipatus*, et qui n'a rien à voir avec les sacs cœlomiques. Il est d'ailleurs propre aux *Peripatidae* s. str.

Les auteurs précédents n'ont guère fait qu'une étude anatomique ou embryologique des glandes salivaires, notant simplement la hauteur plus ou moins grande des cellules dans les régions sécrétrice ou excrétrice.

C. SCHNEIDER (1902) qui, comme les anatomistes, prend les glandes salivaires du Péripate pour deux tubes simples, est le seul à avoir donné quelques précisions histologiques. « L'épithélium interne, développé en plis longitudinaux, contient, dit-il, deux expèces de cellules glandulaires, des cellules muqueuses et des cellules albuminoïdes, lesquelles sont distribuées en des territoires déterminés, qui peuvent être situés l'un à côté de l'autre. Les deux sortes de cellules ont leur noyau basal, et les cellules muqueuses sont les seules dont les grains se colorent en bleu par l'hématoxyline. La partie proximale de la glande, fonctionnant comme réservoir, est pourvue d'un épithélium plat reposant sur une limitante... »

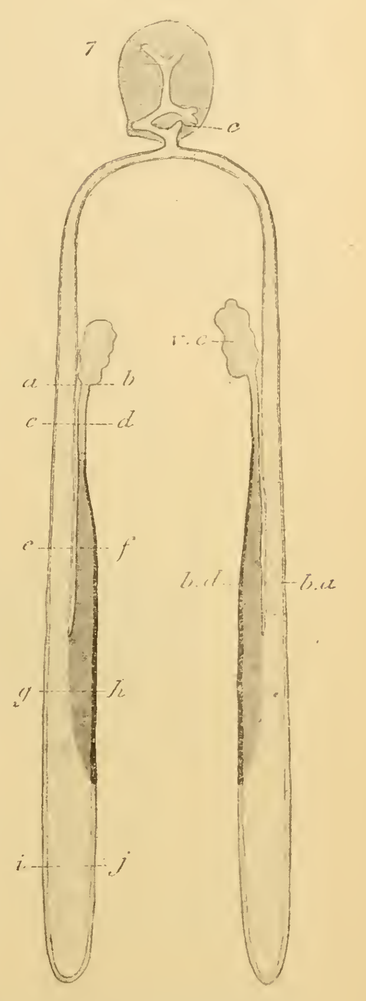


FIG. 7. Schéma des glandes salivaires d'*Opisthopatus cinctipes* avec le pharynx coupé transversalement pour montrer leur point de débouché. *c*, cœcum du canal commun; *v.e*, vésicule cœlomique; *b.d*, branche descendante muqueuse (la répartition des cellules muqueuses est indiquée par une teinte sombre) ; *b.a*, branche ascendante avec cellules à ferment; *a...b*, *c...d*, *e...f*, *g...h*, *i...j*, coupes successives d'une glande salivaire. (Voir figures suivantes.)

Comme on va le voir, un certain nombre de faits ont échappé à ces divers auteurs. Je retrouve chez la femelle d'*Opisthopatus* que j'ai étudiée la néphridie salivaire des embryologistes avec les deux segments tubulaires de KENNEL, le sac cœlomique de SEDGWICK, et cette structure néphridienne entraîne des particularités histologiques remarquables.

L'étude des coupes en série fait voir d'abord que, chez *Opisthopatus*, les glandes salivaires débouchent par un canal commun, non dans la bouche, mais dans le pharynx. Le pharynx a sa lumière rétrécie par des saillies qui déterminent deux *diverticules supérieurs* ou *dorsaux*, simples, et deux *diverticules inférieurs*, subdivisés eux-mêmes en deux *diverticules ventraux* et deux *diverticules latéro-ventraux*. Au niveau de l'abouchement des glandes salivaires (fig. 7), les diverticules latéro-ventraux sont très peu développés à droite et disparaissent même à gauche. Le canal commun vient s'unir, d'une façon asymétrique, au diverticule ventral gauche. Par contre, il existe un cœcum droit (*c*, fig. 7), qui représente

sans doute la partie la plus proximale de la glande salivaire droite, le canal commun étant fait de la fusion des deux canaux excréteurs contigus des glandes droite et gauche. A la suite de la fusion, il n'est resté qu'un seul canal excréteur pour déboucher dans le pharynx, et le *cæcum* paraît représenter le canal excréteur droit.

Les anatomistes ont cru que les deux glandes salivaires étaient deux tubes simples dont la partie postérieure représentait le fond. Ce sont, en fait, deux tubes en U avec une grande *branche externe* ou *ascendante* et une petite *branche interne* ou *descendante*. Les deux branches sont si serrées l'une contre l'autre que leurs épithéliums adossés ne constituent qu'une mince cloison (fig. 7-11). Celle-ci disparaissant, l'anse se transforme en un profond cul-de-sac où la nature de l'épithélium sécréteur permet de reconnaître encore les deux branches *ascendante* et *descendante* (fig. 7-12).

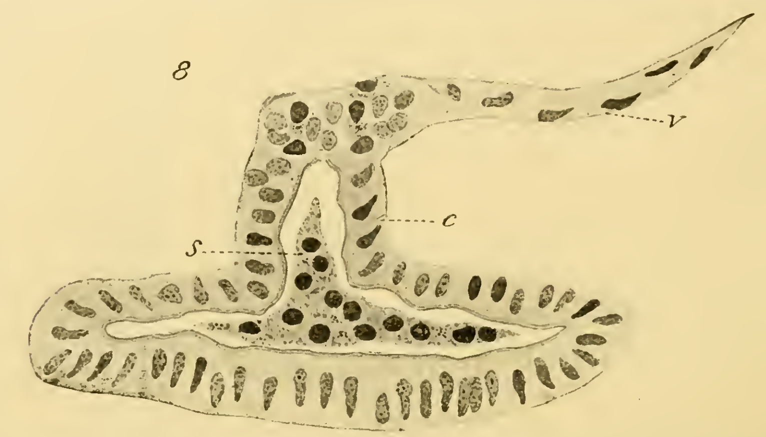


Fig 8. Coupe du canal excréteur commun. *c*, cœcum; *v*, vaisseau (?); *s*, amas de globules sanguins dans la lumière du canal commun.

La structure anatomique est donc celle qu'indique le schéma ci-contre (fig. 7). A l'origine de la néphridie, c'est-à-dire de la petite branche, nous trouverons la vésicule cœlomique (*v. c*, fig. 7), où s'abouche l'entonnoir qui est ici un tube aplati et très étroit, puis vient la partie sécrétrice de la petite branche (segment des cellules muqueuses, teinté en sombre sur le schéma), puis le cul-de-sac de l'anse, enfin la grande branche avec sa partie distale sécrétrice (segment des cellules à ferment) et sa partie proximale excrétrice.

L'étude successive des coupes justifie ce schéma.

Je représenterai d'abord une coupe du canal commun pour un fait

assez surprenant. Sa lumière est remplie non pas de la sécrétion qu'on trouve dans le cul-de-sac de la glande, mais d'un amas de cellules qui paraissent bien être des globules sanguins plus ou moins altérés. On voit dans tous les globules un noyau souvent encore en assez bon état, qui peut même être en mitose, comme si le début de la dégénérescence provoquait ces divisions. Le cytoplasme contient des granulations

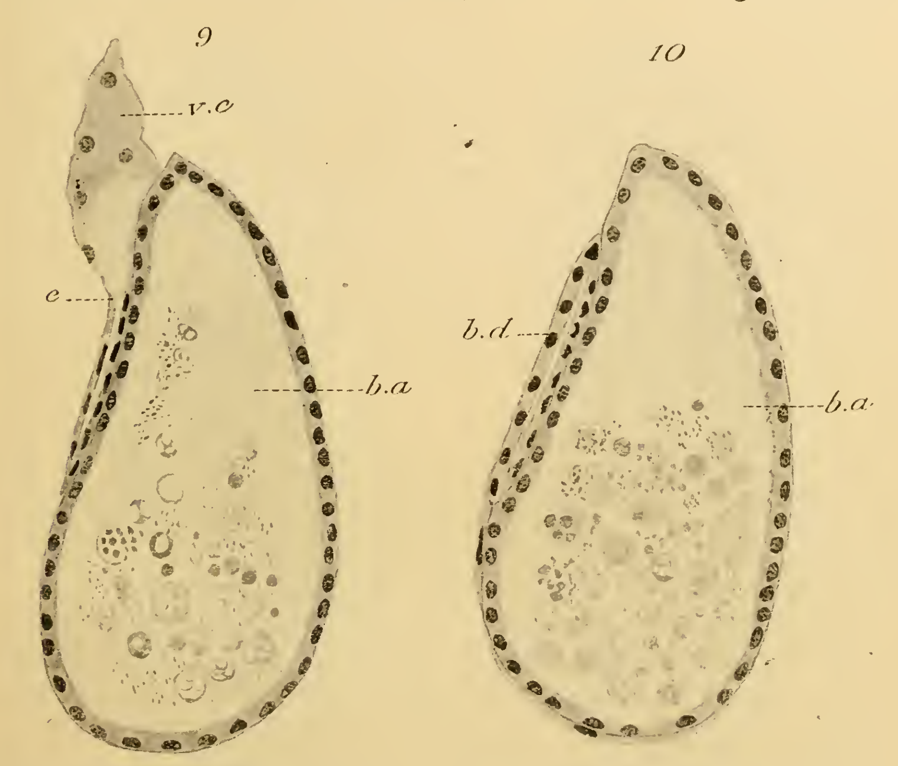


FIG. 9. Coupe telle que *a...b* (fig. 7); *v.c*, vésicule cœlomique; *e*, entonnoir; *b.a*, branche ascendante.

FIG. 10. Coupe telle que *c...d* (fig. 7); *b.d*, branche descendante; *b.a*, branche ascendante.

acidophiles et, ce qui est encore plus caractéristique, des grains de pigment ocre ou bleu.

D'où vient ce sang ? Est-ce par une migration des éléments sanguins à travers l'épithélium. C'est l'hypothèse la plus logique, bien que je n'aie pas vu d'amœbocytes parmi les cellules épithéliales du canal commun. Je ne puis croire qu'ils arrivent directement dans la lumière par un orifice, quoique le fond du cœcum paraisse montrer une interruption de la cuticule et se prolonge par une sorte de vaisseau (*v*, fig. 8), dont je n'ai pas bien vu l'origine.

Le canal excréteur propre à chaque glande a une structure différente selon les régions. Dans sa partie proximale, où sa direction est transverse, il est fait d'un épithélium haut, fibrillaire, qui ne participe jamais à la sécrétion, tandis que, plus en arrière, c'est un épithélium de cellules basses, peu différent des plages de cellules revenues au repos après l'activité sécrétoire.

Avec une coupe telle que *a...b* (fig. 7), c'est-à-dire passant au point où l'entonnoir s'ouvre dans la vésicule cœlomique, on verra dans la branche ascendante la structure que nous venons de signaler. A ce niveau, le tube ascendant fonctionne comme réservoir de la sécrétion. Celle-ci apparaît dans la lumière sous forme de boules contenant des sphérules réfringentes et des grains ou sphérules provenant de la désagrégation des boules. Les restes chromatiques des noyaux sont toujours rares. La vésicule cœlomique (*v. c*, fig. 9) a pour paroi une mince lame à gros noyaux épars. L'entonnoir (*e*, fig. 9) ou portion distale de la branche descendante est un tube très aplati à paroi mince avec noyaux comprimés et hyperchromatiques.

Un peu en arrière, sur une coupe telle que *c...d* (fig. 7), la branche ascendante (*b. a*, fig. 10) a la structure décrite plus haut, bien que cependant sa face externe ait des plages cellulaires qui semblent avoir sécrété. Quant à la branche descendante (*b. d*, fig. 10), c'est encore un tube très aplati, mais où l'épithélium de la face interne reste plus surbaissé que celui de la face externe, qui tend à devenir sécrétoire.

Et en effet, il le devient bientôt, comme le montre une coupe telle que *e...f* (fig. 7). A ce niveau, la branche descendante (*b. d*, fig. 11), de section à peu près triangulaire, est formée sur ses faces libres d'un épithélium à cellules muqueuses tout à fait caractéristique. Les cellules larges et hautes, à noyau basal, ont leur cytoplasme bourré d'enclaves, les unes grosses et claires, les autres petites et très basophiles, grains de mucus qui ne se gonflent pas et restent toujours épars dans les mailles des grosses enclaves. Ces cellules émettent leur sécrétion en s'altérant superficiellement, mais, semble-t-il, sans décapitation brutale. La face de cette branche descendante appliquée étroitement contre la branche ascendante reste une mince lamelle, concourant à former comme un septum qui cloisonnerait obliquement un tube unique. Tandis que cette petite branche descendante représente ainsi un segment néphridien à sécrétion muqueuse, la branche ascendante (*b. a*, fig. 11) apparaît dès maintenant comme un segment à sécrétion albuminoïde. On voit, en

effet, dans la coupe (fig. 11 en bas), une petite plage de cellules sécrétoires, hautes cellules étroites, à noyau basal, dont le cytoplasme est bourré d'enclaves albuminoïdes éosinophiles, manifestement de même nature que la sécrétion remplissant la lumière. Ce sont sans doute des *cellules à ferment*.

Une coupe plus postérieure (*g...h*, fig. 7) nous montrera la section d'un

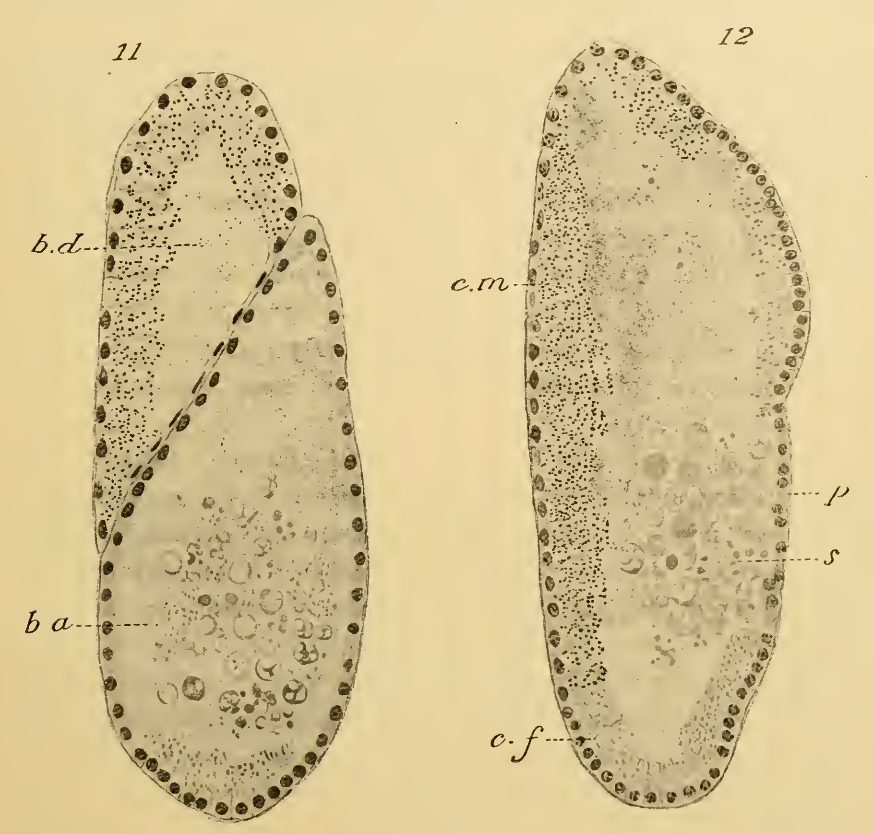


FIG. 11. Coupe telle que *e...f* (fig. 7) ; *b.d*, branche descendante muqueuse ; *b.a*, branche ascendante avec cellules à ferment.

FIG. 12. Coupe telle que *g...h* (fig. 7) ; *c.m*, plage des cellules muqueuses ; *c.f*, plage des cellules à ferment ; *p*, cellules à ferment décapitées ; *s*, sécrétion fournie par la décapitation des cellules.

tube unique et la structure qu'a eue certainement devant les yeux C. SCHNEIDER. La paroi de la glande se décompose en deux plages à peu près égales : une plage de *cellules muqueuses* (*c. m*, fig. 12), une plage de *cellules à ferment* (*c. f*, fig. 12). La répartition de ces plages nous montre en toute netteté que cette région sécrétrice correspond à une anse d'union entre le segment muqueux descendant et le segment ascendant des cellules à ferment. Par l'étude des coupes précédentes, on comprend

cette structure histologique, qui serait vraiment paradoxale si la glande salivaire était un simple tube rectiligne. A remarquer sur cette coupe, dans la plage des cellules à ferment, une zone syncytiale de cellules basses (*p*, fig. 12), surmontée d'un amas de boules de sécrétion. C'est là une image qui rappelle de très près le processus classique de la sécrétion lactée dans la glande mammaire. Les cellules, d'abord basses, se chargent progressivement d'enclaves de sécrétion et deviennent aussi hautes que les cellules muqueuses au terme de leur activité sécrétoire. Pour l'excrétion, les cellules se décapitent largement et les enclaves se gonflent dans les boules, qui représentent la partie supérieure des cellules décapitées. Certains noyaux, toujours peu nombreux, sont rejetés en même temps que les enclaves et, en dégénérant, deviennent les balles ou grumeaux basophiles qu'on rencontre çà et là dans les amas de sécrétion éosinophile.

Je n'ai pas donné la représentation d'une coupe telle que *i...j* (fig. 7). Il suffit de noter que le fond de l'anse ne comprend que des cellules à ferment, les cellules muqueuses étant limitées à la zone teintée en sombre sur le schéma (fig. 7).

En résumé, les glandes salivaires d'*Opisthopatus cinctipes* ont, chez l'adulte, la structure d'une néphridie différenciée où l'on reconnaît la vésicule cœlomique, l'entonnoir, une branche descendante à cellules muqueuses, une branche ascendante de cellules à ferment. Ces deux branches sont reliées par une partie commune formant une anse profonde, considérée jusqu'ici comme la partie distale de la glande.

La sécrétion des cellules à ferment est du type de celle de la glande mammaire. Le processus paraît être le même pour les cellules muqueuses, mais la sécrétion, moins active, est rejetée par une décapitation moins brutale. Au mélange de ces sécrétions muqueuse et albuminoïde s'ajoute, au niveau du canal commun, des globules du sang, qui ont sans doute quelque rôle diastasique, transformant peut-être en ferment actif le produit des cellules éosinophiles qui ne serait qu'un proferment. Le fait est sans doute comparable au processus du début de la lactation chez les Mammifères, où les leucocytes se mêlent à la sécrétion mammaire. Comme on le sait, le colostrum en contient toujours une quantité plus ou moins grande.

IX

MODIFICATION DE LA MÉTHODE HISTOLOGIQUE DE PRENANT PAR INSOLUBILISATION DE L'ÉOSINE DANS L'ALCOOL AU MOYEN DE L'ACIDE PHOSPHOMOLYBDIQUE. COLORATION ÉLECTIVE DES FLAGELLES DES PROTOZOAIRES

PAR

A.-CH. HOLLANDE

Professeur à la Faculté de Pharmacie de Nancy

Depuis que l'action précipitante ou insolubilisante des acides phosphomolybdique ou phosphotungstique vis-à-vis de certaines matières colorantes d'aniline a été introduite dans la technique histologique, on est parvenu à obtenir des triples et même des quadruples colorations très électives. C'est sur ce principe que reposent les méthodes de MALLORY (**1912**), de MASSON (**1912**), et celle des quatre colorants électifs que j'ai indiquée en 1912[1].

Ayant étudié l'action de ces acides sur les colorants acides d'aniline, j'ai reconnu que l'acide phosphomolybdique — si l'on avait soin de ne pas trop prolonger son action pour éviter la destruction du colorant — rendait l'éosine pratiquement à peu près insoluble dans l'alcool éthylique, ou, tout au moins, en retardait très notablement la dissolution. De ce fait, les avantages déjà précieux de l'emploi de l'éosine en cytologie se trouvaient grandement augmentés. J'ai, de plus, constaté que, dans ces conditions, l'élection de l'éosine sur certaines substances protéiques était plus franche et considérablement accrue surtout après l'emploi du mélange fixateur picro-cupro-formol acétique[2], où la présence du cuivre semble

1. HOLLANDE. — Arch. Zool, expér. 1912 et Archiv. anatom. microsc, T. XVI, n° 25, 1914.

2. Formule du mélange : acide picrique, 4 gr. ; acétate neutre de cuivre, 2 gr. 50 ; formol, 10 c . ; acide acétique, 1 cc. 50 ; H^2O distillée, 100 cc. (*C. R. Soc. Biol.*, janvier 1918.)

jouer un rôle actif dans la fixation de l'éosine (sur les flagelles des Protozoaires en particulier).

La technique à laquelle je me suis arrêté est la suivante :

Fixation de 3 à 5 jours dans le mélange cupro-picro-formol acétique; lavage à l'eau 24 à 48 heures ; montage des pièces comme à l'ordinaire. Les coupes collées sur lame et les frottis sont colorés suivant la méthode de l'hématoxyline ferrique de Heidenhaim (alun de fer 3%) ; puis après différenciation, la préparation est mise à séjourner dans une solution aqueuse à 1 0/0 d'éosine soluble à l'eau des Établissements Poirier (Saint-Denis), ou de Grübler ; coloration de 2 heures à 24 heures, suivant l'objet à colorer (de 2 à 4 heures pour les coupes ordinaires, 12 à 24 heures lorsque l'on cherche à mettre en évidence certains cils et flagelles difficilement colorables des Protozoaires) ; ensuite, lavage à l'eau distillée durant quelques secondes pour enlever l'excès d'éosine ; la préparation est alors plongée dans une solution aqueuse d'acide phosphomolybdique (non altéré) à 1 pour 100 durant 5 à 10 minutes ; lavage à l'eau ordinaire 30 secondes ; en dernier lieu, verser sur la lame quelques gouttes d'une solution aqueuse de vert-lumière à 0 gr. 20 ou 0 gr. 50 pour 100 ; laisser en contact quelques secondes à une minute (rarement plus), suivant le temps de durée de coloration dans l'éosine et de fixation dans l'acide phosphomolybdique ; monter ensuite la préparation dans la série des alcools ou plus simplement rincer de suite directement à l'alcool éthylique à 96° ; la différenciation se fait dans l'alcool à 96° ; elle varie de 1 à 5 et même 10 minutes ou plus. Lentement l'éosine est déplacée par le vert-lumière ; la différenciation est souvent très lente, et elle est d'autant plus lente que l'action de l'acide phosphomolybdique a été plus prolongée ; on suit la différenciation au microscope et on l'arrête lorsque la teinte verte est suffisamment apparue et électivement fixée ; dans le cas où la coloration verte est jugée insuffisante, il suffit de laver à l'eau distillée, puis de replacer quelques instants la lame de verre dans la solution colorante de vert-lumière et de procéder à nouveau à la différenciation dans l'alcool à 96°.

Pour arrêter la différenciation, au sortir de l'alcool à 96°, on plonge la préparation dans l'alcool amylique pur ; là se fait la déshydration en 5 ou 10 minutes sans aucune décoloration. Il est souvent utile de faire passer dans la suite la préparation dans un second flacon renfermant également de l'alcool amylique pur pour éliminer toute trace d'alcool éthylique et d'acide phosphomolybdique. Puis, passages successifs dans

le mélange à parties égales d'alcool amylique-xylol et dans le xylol pur, suivant la technique déjà indiquée [1].

Comme on le voit, les colorants employés dans cette méthode sont ceux utilisés dans la technique de PRENANT (1902). On sait combien il est souvent difficile d'obtenir de bons résultats avec cette méthode, la préparation étant ou toute rouge ou plus souvent entièrement verte. D'autre part, lorsque la triple coloration de PRENANT est réussie, on sait combien, au contraire, les résultats fournis sont instructifs et d'une netteté histologique remarquable. En effectuant la coloration suivant les indications que je viens de donner, les résultats obtenus sont toujours constants et l'éosine n'est pas dissoute par l'alcool éthylique à 96°.

Il est même à remarquer que l'éosine, en colorant intensément le nucléoplasma, arrive alors parfois à masquer entièrement l'hématoxyline et qu'il est souvent bon de ne pas pousser trop loin la différenciation de l'hématoxyline dans l'alun de fer, et de ne pas surcolorer dans l'éosine aqueuse.

On pourrait remplacer, dans certains cas, l'hématoxyline ferrique par l'hémalun ou le carmino-fer. Il peut être quelquefois avantageux de ne colorer que par l'hématoxyline-éosine sans vert-lumière, par exemple, lorsque l'on veut obtenir une coloration très vive des flagelles ou des cils par l'éosine.

En essayant de substituer à l'éosine des colorants, tels que orange G. ou un mélange d'éosine et d'orange G., la fuchsine acide, ou de remplacer le vert-lumière par le bleu d'aniline et le bleu Victoria, les résultats que l'on obtient sont généralement bien inférieurs à ceux fournis par l'hématoxyline ferrique, éosine, vert-lumière.

1. HOLLANDE. — Emploi de l'alcool amylique en technique histologique. (*C. R. Soc Biologie*, 9 nov. 1918.

X

MONTAGE, CONSERVATION ET CLASSEMENT DES PRÉPARATIONS MICROSCOPIQUES

PAR

ÉMILE-G. RACOVITZA

Directeur de l'Institut de Spéologie de Cluj (Roumanie).

Reçue le 14 Août 1920.

Les préparations microscopiques sont actuellement utilisées par beaucoup de techniciens et le nombre de ceux qui doivent se servir du microscope tend à s'accroître constamment. Ainsi le veut l'expansion mondiale de la science et de son enseignement, et l'évolution des méthodes de cette science, qu'elle soit pure ou appliquée. L'examen microscopique est indispensable à la plupart des savants et fait de plus en plus partie intégrante du diagnostique médical et de l'expertise industrielle ou commerciale.

Même les taxonomistes les plus traditionalistes ont dû se rendre à la raison et employer le microscope, car les beaux jours de la détermination sur le pouce, avec la loupe de poche, sont révolus. A côté des herbiers, des cartons à Insectes, des files de bocaux, s'installe, encore modeste, la collection de préparations microscopiques : spores, polens, coupes d'or-

ganes, organites, appendices, sont logés entre deux verres pour le plus grand profit de l'étude et de la certitude. D'ailleurs, nombre de plantes et d'animaux très petits ne peuvent être utilement collectionnés que sous forme de préparations microscopiques.

Devant la foule des collectionneurs et techniciens se dressent donc les problèmes de plus en plus pressants du meilleur montage, de la plus parfaite conservation et du classement le plus pratique de milliers de préparations microscopiques ; ces problèmes sont encore plus graves pour les laboratoires, les instituts et les musées qui ont à manipuler des collections de centaines de milliers de ces préparations.

C'est, naturellement, à la tradition immédiate qu'on s'adresse d'abord pour trouver la solution de ces difficultés pourtant nouvelles. On continue aujourd'hui à œuvrer comme on le fit hier, sans chercher plus loin, car même les « scientifiques » sont imprégnés de traditionalisme et passablement misonéistes.

La grande extension de la technique microscopique a commencé à une époque relativement récente quand le baume de Canada était presque exclusivement employé dans les laboratoires et quand la vieille pratique de la glycérine gélatinée était tombée dans le plus complet oubli. On embaume donc, avec une ferveur rituelle, tout ce qui doit être examiné au microscope.

Pour faire des préparations microscopiques on commence par déshydrater les objets dans des alcools de plus en plus purs jusqu'à l'absolu ; on les éclaircit dans une essence et on les monte dans un baume.

Ces opérations sont longues, compliquées et dangereuses pour l'intégrité des objets. La déshydratation est souvent incomplète, les petits objets sont fréquemment perdus, et les objets fragiles brisés, dans ces nombreuses manipulations. Il est difficile de disposer en ordre un grand nombre d'objets sur la même lame, d'où résulte un accroissement considérable du nombre des préparations et une grande gêne pour l'étude, puisque, au lieu de pouvoir se borner à l'examen d'une seule préparation pour les différents organes d'un même animal, on est forcé d'en manipuler plusieurs. Dans la pratique, une préparation montée dans le baume ne peut plus être démontée en vue de modifier la disposition des objets. Une fois la préparation montée, il faut la laisser à plat plusieurs jours, ou la mettre en étuve, afin que le baume devienne suffisamment dur au bord pour empêcher le déplacement du couvre-objet.

Pour annoter les préparations, on colle sur le porte-objet une étiquette

en papier mince, car les étiquettes ont toujours été faites en ces sortes de papier et il ne faut point heurter la tradition.

Voilà les préparations achevées, il s'agit maintenant de les classer. On les dispose, soit à plat dans des logettes creusées dans des portoirs superposables, soit dans des tiroirs très plats de meuble très coûteux et naturellement encombrants. Ou bien encore, on les range verticalement dans des boîtes ou tiroirs à rainures, système qui présente, entre autres, l'inconvénient de cacher les étiquettes ; pour chercher une préparation, il faut les sortir successivement à moitié de leurs rainures. Il est vrai qu'on peut aussi numéroter les rainures et se confectionner un répertoire reproduisant les annotations des étiquettes, mais non sans de nouveaux inconvénients ; lorsqu'on veut remanier une collection ainsi répertoriée, ou ajouter des préparations nouvelles, on doit se livrer dans ces casiers à rainures à de très longues et très pénibles manipulations.

En résumé, la méthode de montage, de conservation et de classement généralement en usage, est aussi peu pratique que possible et ne correspond plus aux besoins actuels du microscopiste devant confectionner et manipuler un nombre énorme de préparations.

Je me suis fait les réflexions exposées plus haut il y a plus de 15 ans, lorsque j'ai entrepris l'étude phylogénétique des Isopodes et, dès cette époque, j'ai employé d'autres procédés qui m'ont donné satisfaction. Une expérience de quinze années me semble suffisante pour en démontrer l'efficacité et pour me justifier de les conseiller à mes confrères microscopistes.

Je tiens à déclarer que je ne revendique pas la découverte des procédés que je préconise ; certains étaient anciennement en usage ; j'ai appris à en pratiquer d'autres sur le conseil de confrères (par exemple l'étiquette en carton utilisée depuis longtemps par mon ami le professeur Sauvageau, de Bordeaux) ; tous d'ailleurs sont tellement simples et si faciles à imaginer que leur découverte n'est pas de celles qui puissent illustrer leurs inventeurs.

I. — Montage des préparations.

Pour prendre un exemple concret, je vais indiquer comment je procède avec mes Isopodes ; mais la méthode, avec de légères modifications sur lesquelles il est inutile d'insister, peut s'appliquer à toutes sortes d'objets microscopiques. A la fin de cette note (v. p. 87), j'indique les formules des masses à inclusions employées et je décris l'outillage dont je me sers.

1. Les Isopodes sont recueillis dans des « tubes de chasses »[1] remplis d'alcool à 75 p. 100, puis conservés dans l'alcool à 70 p. 100 dans des tubes ordinaires en verre mince bouchés avec des tampons serrés de coton ; les tubes sont classés dans des bocaux à fermeture hermétique remplis d'alcool à 70 p. 100.

2. Imprégnation des objets. L'Isopode à étudier est placé, pour quelques heures, dans de la glycérine ordinaire (28° Baumé) étendue de moitié d'eau distillée. Dans ce liquide les animaux peuvent séjourner indéfiniment sans inconvénient aucun pour une préparation ultérieure.

3. Préparation du ménisque d'inclusion. Avec une aiguille plate, découper un fragment de glycérine gélatinée et le placer au centre d'un porte-objet bien nettoyé ; chauffer légèrement pour fondre la gélatine ; incliner dans tous les sens le porte-objet pour étaler la gélatine en un ménisque un peu plus petit que le couvre-objet ; régulariser le bord du ménisque avec l'aiguille plate ; enlever les bulles d'air éventuelles en les touchant avec le dos de l'aiguille plate légèrement chauffée.

L'épaisseur du ménisque doit être à peine supérieure à celle de l'objet le plus épais à inclure pour que l'application du couvre-objet ne fasse pas déborder la gélatine ; il y a d'ailleurs avantage à ce que la gélatine n'arrive pas jusqu'aux bords mêmes du couvre-objet.

4. Disposition des objets sur le ménisque. L'Isopode est disséqué sous la loupe dans le liquide glycérique. Les appendices sont portés avec l'aiguille qui a servi à les désarticuler, au fur et à mesure de leur détachement, sur la surface du ménisque de gélatine maintenant figé.

Je dispose les appendices gauches sur leur face antérieure ou tergale du côté droit du ménisque, et les appendices droits sur leur face postérieure ou sternale du côté gauche du ménisque. On peut donc étudier en regardant normalement la préparation, la face postérieure ou sternale des appendices gauches et la face antérieure ou tergale des appendices droits. Cette convention est arbitraire et ne répond qu'à la nécessité d'adopter une règle fixe pour se rappeler, sans annotations et sans erreurs possibles, l'orientation des pièces.

5. Inclusion des objets dans le ménisque. Les objets sont donc

1. Pour éviter la « casse » toujours si désastreuse pour les récoltes, il faut employer en « chasse » des tubes épais qu'on fabrique par le procédé du moulage. Ces tubes présentent l'inconvénient grave d'avoir une étroite rainure à l'intérieur, autour de leur fond, disposition provoquée par leur mode de fabrication. Or dans cette rainure se logent les petits animaux et on risque de les détériorer en les y retirant ou même de les y oublier. J'ai fait fabriquer par la maison Leune des tubes en verre épais, à fond plat à l'extérieur, mais à fond hémisphérique à l'intérieur qui ne présentent plus la malencontreuse rainure ; quand on les vide, on est sûr que tout le contenu vient avec le liquide. Ce sont ces tubes spéciaux qui servent aux collaborateurs de Biospeologica de « tubes de chasse ».

placés à la surface d'un ménisque solidifié. On chauffe légèrement le porte-objet pour refondre la gélatine et on le porte sous la loupe ; on noie avec l'aiguille les objets qui n'ont pas pénétré spontanément dans la gélatine et on donne à l'ensemble des objets leur disposition définitive sur le fond du ménisque.

6. Mise en place du couvre-objet. On chauffe le couvre-objet bien nettoyé et on le dépose bien horizontalement sur le ménisque.

Pendant qu'on exécute l'opération décrite sous le n° 5 la gélatine se prend légèrement ; lorsqu'on place le couvre-objet chauffé, seule la couche supérieure de gélatine se reliquéfie suffisamment pour provoquer l'adhésion nécessaire du couvre-objet au ménisque ; la couche inférieure de gélatine reste assez ferme pour empêcher le déplacement, si désastreux parfois, des objets.

Si l'on a, par erreur, donné au ménisque une épaisseur trop grande, on maintient au-dessus du couvre-objet une lame métallique chauffée, ce qui fait fondre la couche supérieure de gélatine, et lui permet de s'étaler jusqu'aux bords. S'il reste un excès de gélatine on peut s'en débarrasser en exerçant une légère pression sur le couvre-objet. On arrive au même résultat d'une façon plus expéditive en passant directement le porte-objet retourné sur une flamme, mais par ce procédé il est plus difficile d'obtenir l'échauffement juste nécessaire pour fondre uniquement la couche supérieure de gélatine et ne pas liquéfier aussi la couche inférieure qui maintient en place les objets.

Si le ménisque est trop « maigre », on fait passer l'appoint nécessaire sous le couvre-objet en plaçant des gouttes de gélatine au contact de son bord ; quand il n'y a plus d'espace vide sous le couvre-objet, on chauffe l'ensemble pour homogénéiser la masse et chasser les bulles d'air éventuelles.

Les bulles d'air n'abîment pas les préparations ; on peut les y laisser si elles ne sont point gênantes. Pour les chasser, on chauffe du côté par où on veut les faire sortir et on exerce quelques pesées sur le couvre-objet du côté opposé.

7. Lutage des préparations. Enlever la gélatine qui déborde, avec l'aiguille plate ; en essuyer les traces avec un linge mouillé ; laisser bien sécher ; chauffer le fer à luter, l'appliquer sur « le lut Arago », enlever une goutte de lut fondu sur la partie recourbée du fer à luter et l'étaler le long des bords du couvre-objet.

La gélatine de Kaiser se prend très vite ; au bout de quelques minutes

les préparations peuvent être impunément manipulées et supportent les essuyages répétés nécessités par l'emploi des objectifs à immersion. D'autre part, on peut conserver ces préparations plusieurs années sans les luter, mais néanmoins il est prudent de les fermer par un lut, surtout celles qui sont très épaisses. L'antiseptique qui entre dans la formule de Kaiser (l'acide phénique) n'est pas toujours suffisant pour empêcher l'infection des préparations par des microorganismes qui liquéfient la gélatine.

8. Remaniement des préparations. Passer rapidement le porte-objet retourné sur la flamme de façon à chauffer légèrement le couvre-objet ; à l'aide d'une pince à pointes fines on soulève, puis on enlève, le couvre-objet sans difficulté en laissant à nu le ménisque de gélatine encore figé et tous les objets inclus en place.

9. Les avantages que présente cette méthode, sur celle du baume, sont donc considérables.

Suppressions des multiples et dangereuses manipulations de la déshydratation.

Grandes facilités pour disposer et arranger de nombreux objets sur la même préparation.

Solidification rapide de la gélatinée, donc utilisation immédiate de la préparation.

Remaniement de la préparation facile et sans inconvénients.

Indice de réfraction plus favorable à la visibilité de fine structure, surtout chitineuses.

Il va sans dire que la glycérine gélatinée ne peut pas remplacer les baumes dans tous les cas. Il est même de nombreux cas (par exemple pour la plupart des coupes histologiques) où le montage dans le baume donne seul des résultats satisfaisants.

Je prétends seulement que, sur la table du microscopiste, les deux produits doivent s'y trouver et être employés, non suivant les dogmes de la tradition, mais suivant les enseignements de l'empirisme.

II. — Étiquetage des préparations.

J'annote provisoirement mes préparations en écrivant sur le porte-objet avec une plume ordinaire trempée dans l'encre de Chine ou dans l'encre « triple administrative Plateau ».

Ces encres, une fois bien sèches, supportent d'ailleurs le passage dans

les liquides aqueux ou alcooliques, mais ne résistent pas à un essuyage trop vigoureux ; l'encre Plateau résiste beaucoup mieux que les encres de Chine.

Beaucoup de microscopistes s'en tiennent là ; d'autres collent des étiquettes en papier sur leurs porte-objets. Dans les deux cas, les préparations doivent être conservées à plat ou placées chacune dans une rainure pour éviter que le frottement réciproque ne les détériore, d'où les inconvénients cités dans l'introduction.

Mais on peut faire mieux. Si l'on compense l'épaisseur de la préparation par deux étiquettes en carton collées de chaque côté du couvre-objet, on protège de cette façon les préparations et on peut, sans inconvénient, les empiler les unes sur les autres ou les ranger l'une contre l'autre comme on le fait pour les fiches.

Les étiquettes dont je me sers sont découpées dans du bristol blanc ordinaire et ont trois épaisseurs différentes (0,5 mm., 1 mm., et 1,5 mm.) ; l'épaisseur de 1 mm. est la plus souvent employée. Les préparations qui dépassent 1,5 mm. d'épaisseur sont rares ; on leur procure l'étiquette nécessaire en superposant le nombre nécessaire d'étiquettes ordinaires.

On colle les étiquettes avec de la gomme arabique ordinaire ou bien avec des colles à base de farine répandues dans le commerce, car toutes les colles tiennent bien sur du verre bien dégraissé. On laisse sécher la colle sous pression en empilant les préparations et en chargeant la pile avec un poids.

III. — Classement des préparations.

La préparation, étiquetée comme il l'est indiqué plus haut, est une véritable fiche ; on peut donc lui appliquer les systèmes de classement en usage pour les fiches en papier, c'est-à-dire les seules méthodes pratiques qu'on ait encore imaginé pour classer de nombreux objets plats et uniformes.

Plus de boîtes à rainures encombrantes et rendant difficile le classement, le remaniement et la recherche !

De simples boîtes sans rainures (fig. 1) ou des tiroirs à fiches de dimensions appropriées suffisent et peuvent loger cent préparations sur environ 19 cm. de longueur ; il faut 40 cm. de longueur pour loger la centaine de préparations dans une boîte à rainures.

Des fiches intermédiaires de toutes sortes (fig. 1) peuvent être em-

ployées pour classer ces préparations et on peut « feuilleter » un tiroir ou une boîte à préparations classées de cette manière avec la même facilité qu'un tiroir rempli de fiches ordinaires.

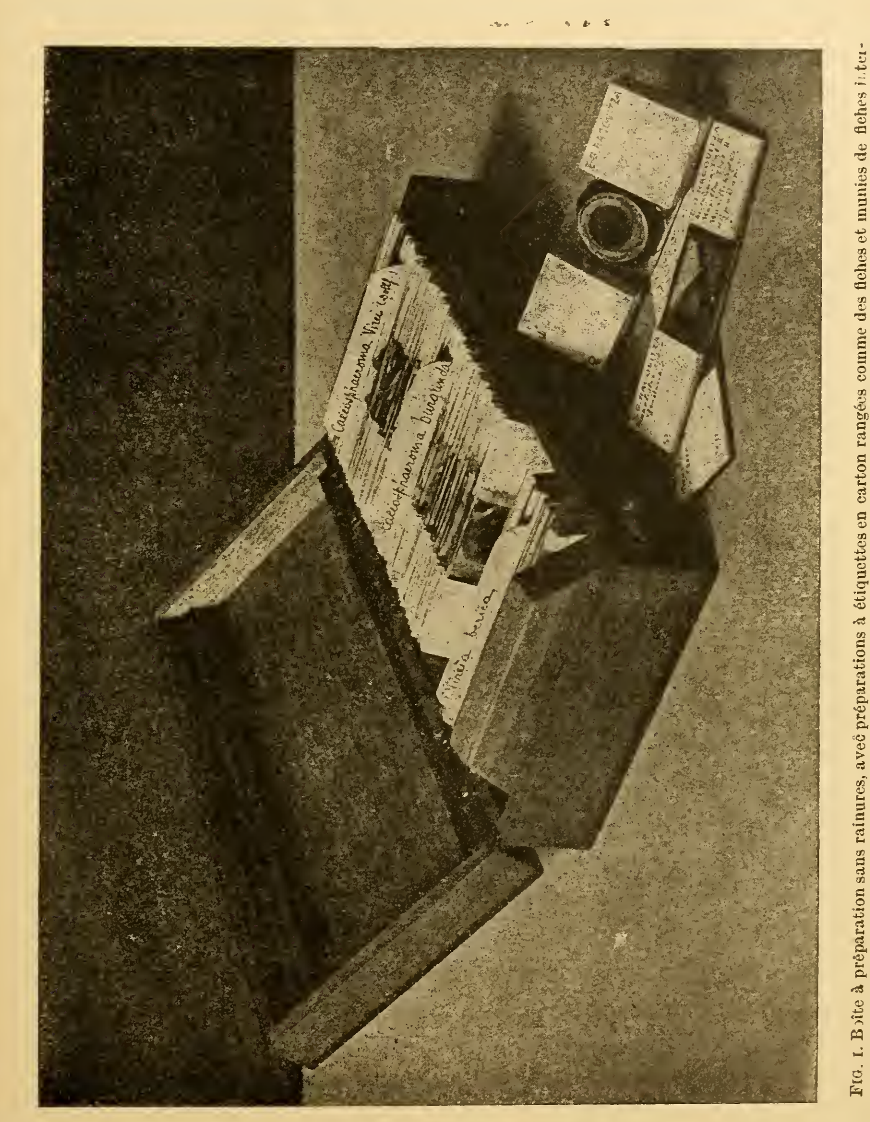


FIG. 1. Boîte à préparation sans rainures, avec préparations à étiquettes en carton rangées comme des fiches et munies de fiches intermédiaires. Dans l'intérieur du couvercle on remarque les baguettes en bois recouvertes de velours destinées à caler les préparations lorsque la boîte est fermée. A gauche, on voit la cale en bois destinée à caler les préparations, lorsque la boîte n'est pas pleine. A côté de la boîte sont figurées trois préparations d'épaisseurs diverses munies d'étiquettes en carton d'épaisseur correspondante.

On conçoit que le remaniement de collections semblables n'offre pas plus de difficulté que l'intercalation de préparations nouvelles dans la série.

Le classement des préparations microscopiques d'après le système des fiches est donc le seul pratique pour les petites collections particulières ;

pour les grandes collections des musées et des instituts il s'impose comme l'unique moyen pour résoudre le problème du classement de millions d'exemplaires.

Il va sans dire que toutes les sortes de préparations peuvent être étiquetées et classées de la même façon ; même les préparations à milieu d'inclusion liquide supportent, si elles sont convenablement lutées, cette sorte de classement.

IV. — Préparations examinables sur leurs deux faces.

Dans bien des cas, il faut pouvoir examiner une préparation sur les deux faces et à un fort grossissement, par exemple s'il s'agit d'animaux entiers ou de gros appendices. Même dans le cas des coupes ayant une certaine épaisseur, l'étude des deux faces fournit parfois d'utiles renseignements. Une préparation ordinaire retournée ne permet l'usage que de faibles objectifs à longs foyers à cause de l'épaisseur du porte-objet.

[Faisons remarquer que les étiquettes en carton, que je préconise, permettent d'examiner la préparation à l'envers sans risque, car le couvre-objet ne peut arriver au contact de la surface de la platine.]

Si l'on veut, par conséquent, avoir des préparations examinables à un fort grossissement sur les deux faces, il faut les monter entre deux couvre-objets. Ces préparations sont fragiles, difficiles à manier et elles ne peuvent être classées avec les préparations montées sur porte-objets.

Pour obvier à ces sérieux inconvénients, je me sers de porte-objets en carton de mêmes dimensions que ceux en verre (26 × 76 mm.). Ces porte-objets sont percés au milieu d'un trou carré ou rectangulaire de dimensions un peu plus faibles que celles des couvre-objets de forme correspondante. Une rainure formant cadre, dans laquelle s'adaptent exactement les couvre-objets, est ménagée sur une des faces autour des trous. Les annotations se font directement sur les côtés du porte-objet, le carton étant choisi de façon à permettre l'écriture à l'encre ou au crayon.

Pour monter la préparation on procède de la façon suivante :

Disposer le porte-objet avec le cadre vers le haut ; placer un couvre-objet dans le cadre ; faire l'inclusion comme sur un porte-objet ordinaire ; recouvrir avec un second couvre-objet ; éventuellement luter les couvre-objets entre eux et à la rainure du porte-objet ; coller sur le premier porte-objet avec de la gomme arabique un second porte-objet mais avec le cadre tourné vers le bas.

La préparation sur couvre-objet se trouve ainsi maintenue dans une rainure formée par les cadres superposés de deux porte-objets collés ensemble. On peut l'étudier sur les deux faces, l'annoter et la classer avec les porte-objets ordinaires en verre.

V. — Formules et outillage.

1. Glycérine gélatinée. Comme la recette de Kaiser, qu'on trouve dans tous les traités de technique microscopique, m'a donné d'excellents résultats, je me suis borné à l'adopter sans rien y changer. Je signale cependant qu'elle ne préserve pas toujours la gélatine de l'attaque des microorganismes qui la liquéfient. Il y aurait lieu de substituer à l'acide phénique un antiseptique plus sûr.

Une bonne gelée de Kaiser doit être d'une transparence parfaite, légèrement jaunâtre et inaltérable ; la couleur fonce cependant avec le temps.

Formule. — Tremper pendant deux heures :

Très bonne gélatine de Paris coupée en petits morceaux. 1 partie ;
Eau distillée.. 6 parties ;
Ajouter ensuite glycérine pure concentrée (28° Baumé). 7 parties ;
Acide phénique cristallisé, par poids total................ 1 p. 100.

Chauffer au bain-marie pendant un quart d'heure en remuant constamment jusqu'à ce que les flocons que forme l'acide phénique aient complètement disparu. Filtrer dans un entonnoir chauffant sur du coton de verre ou sur du verre pilé humecté avec de l'eau. Conserver dans un flacon à large ouverture, bouché à l'émeri.

2. Boites a préparations (fig. 1). J'utilise des boîtes en acajou sans rainures, aux dimensions suivantes :

Dimensions extérieures : longueur, 200 mm. ; largeur, 86 mm. ; hauteur, 40 mm.

Dimensions intérieures : longueur, 192 mm. ; largeur, 78 mm. ; hauteur, 32 mm.

Le couvercle prend un tiers de la hauteur totale ; il porte à l'intérieur, de chaque côté de sa longueur, une baguette en bois de section carrée de 8 mm. de côté ; cette baguette, recouverte de velours, sert à maintenir les préparations quand la boîte est fermée.

Entre les baguettes il reste un espace de 60 mm. de largeur sur 30 mm. de hauteur pour loger le bord supérieur des fiches intermédiaires.

Pour caler les préparations, quand la boîte n'est pas pleine, on se sert d'une cale en bois se déplaçant à frottement dur.

Ces boîtes peuvent contenir environ 100 préparations d'épaisseur moyenne.

Les fiches intermédiaires en carton mince ont 76 mm. de longueur et 32 mm. de hauteur sur les 60 mm. médians, car de chaque côté elles ont une entaille de 8 mm. en hauteur et en longueur, pour loger la baguette du couvercle quand la boîte est fermée.

3. Meubles a préparations. Ces meubles, qu'il est inutile de décrire en détail, possèdent des tiroirs superposés de 400 mm. de longueur intérieure sur 32 mm. de hauteur intérieure, divisés en trois casiers de 78 mm. de largeur par des cloisons de 20 mm. de hauteur. Ces tiroirs, qu'il n'est pas prudent de faire plus grands à cause du poids du porte-objet en verre, contiennent environ 750 préparations pesant environ 3.750 grammes.

4. Etiquettes en carton. J'en utilise de trois épaisseurs : 1,5 mm. ; 1 mm. (les plus employées) et 0,5 mm. et de deux dimensions : 24×24 mm. qui vont bien avec les couvre-objets carrés de 22 mm., et 17×24 mm. qui s'utilisent avec les couvre-objets rectangulaires ou lorsque le couvre-objet carré n'est pas placé exactement au milieu du porte-objet.

5. Porte-objets en carton pour préparations montées sur couvre-objets. Ces porte-objets ont les dimensions courantes de 26×76 mm. ; le trou est de 20×20 mm. pour les couvre-objets de 22×22 mm., ou de 20×30 pour les couvre-objets de 22×32 mm.

6. Lut Arago. J'ignore le nom de l'inventeur de ce lut, dont j'ai appris la formule au laboratoire Arago et qui m'a toujours donné les meilleurs résultats. On le fabrique en chauffant au bain-marie un mélange de 2 parties de térébenthine de Venise sèche et une partie de cire jaune d'Abeilles ; il faut chauffer en remuant jusqu'à ce que l'échantillon prélevé et refroidi soit suffisamment dur pour se laisser difficilement entamer avec l'ongle, ce qu'on obtient au bout de 2 à 3 heures, suivant la consistance originelle de la térébenthine de Venise.

Ce lut ne s'altère jamais, ne se fendille pas et sa consistance ne se modifie pas avec le temps. On l'enlève facilement en le grattant au couteau et sa fusibilité reste invariable. Son adhérence à la préparation est parfaite si l'on a eu le soin de débarrasser le verre de toutes traces d'humidité, de graisse ou de glycérine. Il n'est pas attaqué par la gélatine glycérinée.

On préconise aussi le Ripolin pour luter les préparations à la glycérine gélatinée ; je n'ai pas d'expérience personnelle pour ce produit, mais mon collaborateur le Dr Jeannel en est très satisfait.

7. Fer a luter. J'emploie un fil de cuivre de 1 mm. de diamètre recourbé à angle droit sur 20 mm. de longueur et emmanché dans une baguette en bois. Les fers à luter que l'on trouve chez les marchands sont faits en fil de cuivre trop fort ; on charge avec eux trop de lut, ce qui nécessite des grattages ultérieurs des préparations, qu'il vaut mieux éviter.

8. Nettoyage des porte- et couvre-objets. Je lave en bloc à l'acide nitrique à 1 p. 100 dans l'eau ; on peut d'ailleurs avec avantage conserver son stock de lames et lamelles dans cette solution. Je nettoie chaque pièce à l'alcool, au moment de m'en servir. Ce procédé ne m'a jamais donné de déboires.

9. Aiguille plate. Je me sers d'une aiguille lancéolée sur 6 mm. de longueur et 4 mm. de largeur maxima, que je courbe légèrement à chaud. Avec semblable instrument on taille et on transporte commodément les blocs de glycérine gélatinée et avec son dos convexe on enlève facilement les bulles d'air à la surface de la gélatine liquéfiée.

10. Aiguilles a dissection. Pour la dissection d'objets très petits, il faut se servir d'aiguilles très fines à pointe très effilée. Les aiguilles anglaises Kearby and Beard No 16 m'ont donné de bons résultats ; ce sont d'ailleurs les plus fines que j'ai pu me procurer. Pour les emmancher, je fais un petit trou au sommet d'un manche de pinceau et je le remplis de lut Arago fondu ; il suffit d'enfoncer dans le trou, avec une pince, l'aiguille préalablement chauffée pour obtenir une fixation solide.

11. Pinceau a trois poils. Pour saisir dans un liquide des objets très petits et délicats, je me sers d'un pinceau de martre auquel j'ai laissé seulement trois poils. En appuyant ce pinceau sur l'objet, les poils s'écartent et, lorsqu'on le soulève, les poils se rapprochent et maintiennent l'objet suffisamment fort pour qu'on puisse le transporter commodément.

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1920. — Tome 59.

Articles originaux

Bibliographie

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 59, p. 1 à 475, pl. I à XVIII.
15 Mars 1920

LES PÉRIDINIENS PARASITES

MORPHOLOGIE, REPRODUCTION, ETHOLOGIE

PAR

ÉDOUARD CHATTON

Chef de laboratoire à l'Institut Pasteur, Paris.
Maître de Conférences à la Faculté des Sciences, Strasbourg.

SOMMAIRE GÉNÉRAL

(Voir en tête de chaque chapitre le sommaire des paragraphes)

(*Fin du sommaire, p. 2.*)

Documents annexes

AVANT-PROPOS

La presque totalité du matériel mis en œuvre dans ce travail, fait surtout d'observations prises sur le vif, a été recueillie à Banyuls-sur-Mer, grâce aux moyens que m'a fournis, chaque année depuis 1905, le Laboratoire Arago.

L'accueil tout familial que j'y reçois de ses deux directeurs, MM. Pruvot et Racovitza, qui furent mes premiers maîtres à la Sorbonne, les liens de camaraderie que j'y ai noués, d'autres plus étroits encore qui m'attachent au pays, sont, avec le temps forcément restreint de mes séjours à la mer, autant de raisons qui m'ont empêché d'étendre à d'autres localités le champ de mes investigations. Je n'omets point cependant les courts, mais profitables séjours que j'ai faits en juillet 1907, à la Station Zoologique de Cette, auprès du maître O. Duboscq et de mon ami Bernard Collin, et en mars-avril 1911, à la Station Zoologique Russe de Villefranche-sur-Mer.

C'est au Laboratoire de Protozoologie de l'Institut Pasteur, auquel j'appartiens depuis 1907, que j'ai étudié tout le matériel conservé et mis la dernière main à ce mémoire. La pleine liberté que j'ai eue d'y poursuivre des recherches que leur but et leur méthode écartaient quelque peu des tendances pastoriennes, ajoute à la reconnaissance déjà grande que je dois à M. le Docteur Roux, et à l'affection qui me lie à mon cher maître M. Félix Mesnil, de qui je ne séparerai point dans ce témoignage d'attachement M. Maurice Caullery.

Ce travail a été honoré d'une subvention de 2.000 francs de l'Académie des Sciences (fonds Roland Bonaparte) et l'Institut Pasteur a généreusement pris à sa charge les frais d'élaboration.

Metlaoui (Tunisie), Mai 1914 [1].

1. Le texte définitif et l'iconographie du mémoire ont été arrêtés à cette date. La composition a commencé quelques jours plus tard et les premières épreuves ont été corrigées en juin-juillet 1914. L'achèvement a été empêché par la guerre.

Il n'a été tenu aucun compte de ce qui a pu paraître sur la question, ou y touchant, depuis mars 1914. Il m'eût été d'ailleurs impossible, dans les conditions où je me suis trouvé, d'en prendre une connaissance suffisante. (Institut Pasteur de Tunis, décembre 1918).

HISTORIQUE

État de nos connaissances

Origine du travail. — Le début de ces recherches remonte à l'automne de 1905. Elles ont pour origine la découverte au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, de Péridiniens vivant en parasites dans l'estomac de Copépodes pélagiques, brièvement décrits dans une note préliminaire du 19 décembre 1906.

La figure 36, pl. IV montre trois de ces parasites en situation dans leur hôte et l'aspect déconcertant qu'ils offraient tout d'abord. Par le nombre élevé de leurs cellules étroitement adjacentes, disposées en feuillets emboîtés ménageant à l'un des pôles comme une sorte de blastopore, ils en imposaient pour des métazoaires à l'état larvaire ou dégradé. Mais la résolution périodique du feuillet externe en ses cellules constituantes expulsées de l'intestin, et la reconstitution de nouveaux feuillets par la multiplication de grosses cellules centrales, témoignaient d'une autre nature. Dans ces conjonctures, une solution s'offrait, honnête et confortable, mais illusoire : reléguer le parasite des Copépodes sous un nom de classe nouveau, propre à le bien singulariser, dans l'embranchement des Mésozoaires, où voisinaient déjà métazoaires dégradés, larves de souche inconnue et protozoaires agrégés, parmi lesquels nous reconnaîtrons même plus loin de véritables Péridiniens.

L'observation prolongée des éléments de multiplication issus du parasite et libérés dans le milieu extérieur, fournit heureusement la clef de ses affinités. Expulsés du Copépode à l'état immobile, ils acquièrent en effet, après un séjour plus ou moins prolongé dans l'eau de mer, et dans de bonnes conditions, une forme bien exprimée de Péridiniens nus, semblable à celle de certaines espèces du genre *Gymnodinium* Stein. La figure 99bis, pl. IX montre l'un de ces petits éléments avec les deux sillons en croix et les deux flagelles différents, l'un dirigé en arrière, l'autre ondulant autour du corps, tout à fait caractéristiques des Dinoflagellés ou Péridiniens.

La question du parasitisme des Péridiniens avant 1906. Observations méconnues de Pouchet. — Le fait de parasitisme chez les

organismes de cette classe, essentiellement libres, et qui constituent comme l'on sait, une bonne part des faunes pélagiques marines et d'eau douce, était alors, à en croire les traités les plus documentés, chose inconnue.

G. POUCHET (1884 et 1885 *a*) avait cependant observé à Concarneau des kystes ovoïdes et pédiculés, fixés sur la queue des Appendiculaires (fig 1 *a*) ou sur des Siphonophores, et qu'il avait vu produire après leur libération de très nombreuses spores gymnodiniennes. Il avait nommé cet organisme *Gymnodinium pulvisculus*[1] et l'avait qualifié de parasite sans faire d'ailleurs la preuve qu'il se nourrissait aux dépens de l'hôte.

Voici comment BÜTSCHLI, qui est seul à la relever, rapporte cette observation dans son chapitre très détaillé des *Dinoflagellata* du « Bronn's Thierreich » (1887) quelques mois après qu'elle fut publiée. « Parasitische Dinoflagellaten sind bis jetzt nicht gefunden worden. Das was POUCHET neuerdings als eine parasitische auf den Schwänzen gewissen Appendicularien befestigte Form beschrieb, kann nur als ein ruhender Zustand betrachtet werden, der hier Befestigung suchte aber sicherlich nicht als wahrer Parasit lebt. »

BÜTSCHLI fait moins de cas encore d'une observation d'ailleurs plus douteuse de PERTY (1852) qui avait vu *Gymnodinium fuscum* (?) dans une planaire, fait que MAGGI (1880), considéra comme un cas de parasitisme.

Je discuterai à leur place la nature parasitaire du *Gymnodinium Poucheti* et l'interprétation de BÜTSCHLI. Quoi qu'il en soit, son assertion dogmatique a eu pour résultat de discréditer l'importante observation de POUCHET, à tel point qu'à peine publiée elle disparut à peu près complètement de la littérature jusqu'en 1906, époque à laquelle d'autres observations vinrent s'y ajouter, la rappeler, et il faut bien dire aussi, la renforcer..

C'est à la méconnaissance de cette observation qu'est due l'erreur — répétée plus tard — de BARGONI (1894), décrivant comme Foraminifère sous le nom de *Salpicola amylacea*, un parasite des salpes très voisin de *G. Poucheti*. L'oubli dans lequel tombait ainsi le travail de POUCHET était d'autant plus injustifié qu'on y trouvait au moins le premier exemple — et pour longtemps encore le seul — d'une reproduction par spores nombreuses chez les Péridiniens.

1. Devenu depuis pour raison d'homonymie *G. Poucheti* LEMM. 1899.

On sait en effet que le mode fondamental et général de reproduction de ces flagellés est la simple bipartition, que celle-ci s'effectue à l'état mobile ou enkysté, à l'état nu ou cuirassé, qu'elle intéresse la cuirasse chez les formes qui la possèdent, ou qu'elle ait lieu à son intérieur et sous sa protection.

Et cette bipartition est, rappelons-le tout de suite, au contraire de celle des autres flagellés, qui à quelques exceptions près est longitudinale, considérée chez les Péridiniens comme transversale ou très oblique et donnée comme telle pour un de leurs caractères les plus importants [1].

Dans quelques cas cette bipartition peut se répéter sans intervalles de croissance et produire alors sous la même enveloppe quatre (genre *Peridinium*) rarement huit (genre *Pyrophacus*) exceptionellement seize individus fils. Ce dernier cas n'avait été observé qu'une seule fois par SCHÜTT (1887), qui figure seize individus gymnodiniformes inclus dans une sphère gélatineuse d'origine inconnue.

A côté du travail de POUCHET il faut mentionner une série d'observations relatives au parasitisme possible d'un Péridinien bien connu en tant que forme libre, le *Prorocentrum micans*. G. POUCHET (1885 *b*) trouve de nombreux *Prorocentrum micans* indemnes dans les excréments des comatules (*Antedon rosaceus*) de Concarneau. E. PERRIER (1889) et CUÉNOT (1891) signalent ces Péridiniens dans les diverticules intestinaux de ces mêmes comatules et ce dernier savant les retrouve encore dans l'ectoderme des gouttières ambulacraires d'*Echinaster sepositus*. Il insiste sur leur disposition régulière en piles, et les considère comme des parasites temporaires. Je dirai tout de suite, que M. CUÉNOT m'a récemment autorisé et engagé à déclarer qu'à la suite de nouvelles observations, il pensait n'avoir eu à affaire qu'à des individus ingérés [2].

Les rares travaux que je viens de passer en revue constituaient au moment où j'entrepris mes recherches, l'historique strict de la question du parasitisme chez les Péridiniens.

L'UNIFORMITÉ APPARENTE DU GROUPE. — Les Dinoflagellés étaient alors justement considérés comme un des groupes les plus homogènes,

1. Voir la remarque, p. 433.

2. Les Péridiniens benthiques paraissent constituer un élément important de la nourriture des Comatules. STEIN (1883) signale qu'il a découvert quatre espèces de *Pyrgidium* chez *Comatula mediterranea*. POUCHET (1885 *b*) a vu les *Prorocentrum* abonder dans les excréments des comatules de Concarneau. CERTES (1882) en a vu aussi dans l'intestin des huîtres.

les plus uniformes parmi les flagellés, au triple point de vue de leur morphologie de leur évolution et de leur éthologie [1].

Uniformité morphologique à peine masquée chez les Péridiniens cuirassés par la luxueuse variété des sculptures et des expansions du test, moyens de flottaison, évidente de prime-abord chez les formes nues dont beaucoup ne sont que des stades en mue ou en division d'espèces protégées, et chez lesquelles elle s'allie à une variabilité individuelle telle que la systématique en est à peu près illusoire. Seuls les *Prorocentrum* et les *Exuviella* troublaient quelque peu cette uniformité.

Uniformité d'évolution que cette bipartition subtransversale à produits égaux et homodynames, seul mode de reproduction connu jusqu'alors.

Uniformité éthologique, cette existence pélagique commune aux formes marines et aux formes d'eau douce, à celles pigmentées qui absorbent et assimilent selon le mode végétal, et à celles incolores qui ingèrent et digèrent selon le mode animal.

La période récente ; revue rapide des travaux. — L'année 1906 marque le début d'une période nouvelle où s'étend aux Péridiniens le mouvement qui a porté tant de biologistes vers l'étude des Protistes.

C'est l'histoire de cette courte mais féconde période que je vais essayer de résumer, tant en ce qui concerne les faits relatifs aux formes libres, que ceux d'ailleurs de beaucoup les plus nombreux et les plus saillants relatifs aux parasites.

En 1906, paraissaient simultanément et tout à fait indépendamment quatre travaux de Apstein, Chatton et Dogiel.

Apstein et Dogiel (1906 *b*) étudient tous deux l'évolution d'une forme libre, le *Pyrocystis* (= *Gymnodinium*) *lunula* Schütt, et décrivent la formation par bipartitions, à partir de la forme sphérique initiale, de huit ou seize corps en croissant, dans lesquels se forment les spores gymnodiniennes déjà vues et figurées par Schütt (1896). Ces faits sont confirmés et complétés l'année suivante par Okamura et Ramsay Wright. Ils sont le premier exemple certain d'une sporulation chez une forme libre.

Chatton fait connaître les *Blastodinium*, (*B. Pruvoti*) parasites du tube digestif des Copépodes pélagiques, leurs rapports avec l'hôte et

1. Il m'a paru superflu de rappeler ici les notions générales sur les Péridiniens, connues de tous, qui sont exposées dans les traités de Zoologie et de Botanique, et qui ne se rapportent d'ailleurs qu'aux formes libres. J'ai négligé délibérément aussi l'histoire ancienne des Péridiniens depuis leur découverte par O. F. Müller en 1773, histoire que Bütschli a écrite dans ses *Dinoflagellata* du Bronn's Thierreich, très complète et en partie vécue. Je la considère comme une œuvre définitive.

leur action sur lui, et insiste particulièrement sur leur mode de sporulation qui n'a point d'équivalent chez les Protozoaires : production par scissions périodiques d'une même cellule initiale, de poussées sporales successives, dont les éléments très nombreux forment autour d'elle autant d'assises, limitées par autant de coques emboîtées. Ces éléments évacués par rupture des coques externes acquièrent, sortis de l'hôte, la forme gymnodinienne. Ce mode de sporulation assure l'infection prolongée de l'hôte. Dans deux notes ultérieures (**1908** et **1912**) CHATTON décrira une dizaine d'autres *Blastodinium*.

DOGIEL (**1906** *a*) découvre chez une Annélide, *Travisia forbesi* un singulier organisme, *Haplozoon armatum*, fixé à la paroi intestinale par un stylet et des pseudopodes, et dont la cellule fixatrice produit, comme la cellule initiale des *Blastodinium*, des poussées successives de cellules plus ou moins régulièrement disposées en chaîne, mais dont l'auteur n'a pas vu la forme définitive. Il fait de cet organisme un Mésozoaire, mais suivant les suggestions de CHATTON (**1907** et **1908**) il reconnaîtra dans deux mémoires ultérieurs (**1908, 1910**) où il étudiera d'autres espèces et leur cytologie, qui est bien celle des Péridiniens, que les *Haplozoon* sont des Dinoflagellés très déformés. Et cependant se laissant aller à une inexplicable contradiction, DOGIEL n'en continuera pas moins à en faire un groupe spécial de Mésozoaires, les *Catenata*, étiquette qu'ils portent encore aujourd'hui dans la littérature [1].

Le même auteur, dans son mémoire sur *Gymnodinium lunula* (**1906** *b*) décrit des Gymnodiniens parasites des œufs de Copépodes pélagiques : *G. roseum*, *G. affine*, *G. parasiticum*, qui s'accroissent sous forme de sphères et donnent par bipartitions successives égales seize ou trente-deux spores gymnodiniennes.

En **1907**, CHATTON fait connaître l'*Apodinium mycetoïdes* Péridinien parasite sur la peau de l'Appendiculaire *Fritillaria pellucida*, dans laquelle il se fixe par un pédoncule muni de rhizoïdes. C'est un organisme très différent du *Gymnodinium Poucheti*, qui sporule aussi comme les *Blastodinium* par poussées successives de sa cellule fixatrice. Mais il peut, attiré dans le pharynx de l'Appendiculaire y évoluer sous une forme non pédonculée rappelant celle de ces parasites. En **1912**, CHATTON fera connaître un autre *Apodinium* parasite des *Oikopleura*.

C'est dans sa note de **1907** que l'auteur attire pour la première fois

1. Aucun traité de zoologie ou de protistologie n'a jusqu'ici incorporé les *Haplozoon* aux Protozoaires et ils figurent dans les répertoires bibliographiques au chapitre des Mésozoaires.

l'attention sur les analogies étroites qui rapprochent l'*Haplozoon* de DOGIEL des *Blastodinium* et des *Apodinium*.

La même année paraît une note de KELLNER, qui décrit, comme embryons d'une Appendiculaire (*Oikopleura*) des parasites semblables ou identiques au *G. pulvisculus* de POUCHET (*G. Poucheti*). Sans abandonner complètement cette singulière interprétation, BROOKS et KELLNER (1908) reconnaissent l'année suivante qu'une partie de ces parasites sont des Protozoaires, mais répétant l'erreur de BARGONI (1894) ils les rangent dans les Foraminifères et en font la *Gromia appendiculariae*.

La liste n'est pas close de ces Péridiniens qui s'offraient sous des apparences trompeuses aux observateurs qui ne connaissaient que leurs stades végétatifs. Ainsi LOHMANN retrouve en 1908 des inclusions du cytoplasme des Tintinnides vues déjà par LAACKMANN (1906) et données par lui comme les gamètes du Cilié. Il en affirme la nature parasitaire, et y reconnaît un Péridinien qu'il nomme *Gymnodinium tintinnicola*. Ce parasite est retrouvé et considéré aussi comme parasite par ENTZ junior (1909) et par JORGENSEN. Enfin l'année suivante DUBOSCQ et COLLIN (1910) reprennent à Cette l'étude de ce protiste chez *Cyttarocylis Ehrenbergi* CL. et LACH. et font à son sujet la très importante découverte des gamètes et de leur copulation

La même année, CHATTON (1910) fait connaître l'existence de Péridiniens parasites dans la cavité générale des Copépodes pélagiques, les *Syndinium*, tellement déformés qu'ils végètent — condition nouvelle et inattendue pour un Péridinien — à la manière d'un mycetozoaire, sous forme d'un plasmode d'abord accolé à la face externe du tube digestif, qui envahit ensuite toute la cavité générale et s'y résout à maturité tout d'un coup, en une infinité de spores gymnodiennes (dinospores).

Le même auteur (1910 *b*) retrouve et réétudie un autre parasite de la cavité générale d'*Acartia clausi*, observé par G. POUCHET en 1890. Il voit comme POUCHET le plasmode s'éliminer par masses qui s'enkystent dans l'eau de mer et se résolvent elles aussi en flagellispores. Il montre l'existence, au début de la végétation et au moment de la sporulation, de stades où le plasmode est filamenteux comme celui d'un Labyrinthulé. CHATTON rapproche ce parasite des *Syndinium* sans toutefois le considérer comme un Péridinien strict et en fait le genre *Paradinium*.

Toujours en 1910, puis en 1911, CAULLERY étudie un ectoparasite de *Calanus finmarchicus*, déjà entrevu par TH. SCOTT (1896) qui le tient

pour un Infusoire. Ce parasite offre l'habitus général d'un *Apodinium*, dont il possède d'ailleurs la division transversale. La structure du pédoncule est celle d'un *Gymnodinium Poucheti* telle que l'ont décrite Bargoni (1894), puis Dogiel (1909). Mais la structure cytologique, sans noyaux différenciés, distingue cet organisme des Péridiniens vrais. C'est le genre *Ellobiopsis*.

Le travail de Caullery est bientôt suivi de ceux de Coutière (1911) qui fait connaître toute une série de formes (genres *Staphylocystis* et *Ellobiocystis*, ectoparasites des Crevettes bathypélagiques) et de B. Collin (1913) qui décrit le *Parallobiopsis Coutieri* ectoparasite des Nébalies de Cette.

Toutes ces formes dont le nombre et la variété s'annoncent considérables semblent bien en dépit d'importantes variations structurales, (existence de noyaux chez *Ellobiocystis, Staphylocystis* et *Parallobiopsis*) former un ensemble naturel : les *Ellobiopsidae*, qui ne sont certes pas des Péridiniens stricts, mais dont les affinités avec ceux-ci paraissent actuellement plus étroites qu'avec n'importe quel autre groupe de Protistes.

Signalons enfin pour terminer cet historique, les travaux suivants : Paulsen (1911) observe un parasite qu'il considère comme un Péridinien et qu'il rapporte au genre *Apodinium*, sur les Diatomées pélagiques du genre *Chætoceras*. Apstein (1911) donne une liste avec figures et très brèves descriptions, de parasites non identifiés de *Calanus finmarchicus* et d'autres Copépodes, parasites parmi lesquels Chatton (1911) reconnaît des Dinoflagellés, en particulier des *Blastodinium* et des *Syndinium*.

Senn (1911), démontre la nature péridinienne d'*Oxyrrhis marina*, forme libre jusque-là rangée dans les Euflagellés, et discute les affinités de deux espèces parasites rapportées à tort selon lui au genre *Oxyrrhis* : *O. phaeocysticola* Scherffel (1900) qui n'est point un Péridinien, et *O. parasitica* Poche (1903), parasite des Siphonophores, qui serait bien un Dinoflagellé.

Enfin Chatton (1912) fait connaître de nouvelles espèces de *Blastodinium* et d'*Apodinium*, ainsi qu'une forme voisine du *Gymnodinium Poucheti*. Pour les parasites de ce dernier type il crée le genre *Oodinium*. Pour ceux du type *G. roseum* de V. Dogiel, le genre *Chytriodinium*, séparant ainsi du grand genre de Stein des formes qui s'écartent nettement par leur évolution végétative du type du genre : *G. fuscum* Ehrbg. Il crée ensuite le genre *Trypanodinium* pour un parasite des œufs

de Copépodes, connu seulement par ses dinospores, mais très différent des *Chytriodinium*.

En 1913, le même auteur donne un très bref aperçu qu'il complète ultérieurement (1914 *a*) de la cytologie très spéciale des *Blastodinium*[1].

Il faut signaler enfin un important mémoire de KLEBS (1912), relatif aux Péridiniens libres, où cet auteur fait connaître plusieurs formes sédentaires et crée nombre de genres nouveaux, en particulier un genre *Diplodinium* pour le *Gymnodinium lunula*, auquel il veut annexer aussi les *Gymnodinium* de DOGIEL parasites des œufs (genre *Chytriodinium* CHATTON).

EXISTENCE DU PARASITISME A TOUS LES DEGRÉS CHEZ LES PÉRIDINIENS. — Ainsi, les recherches récentes confirment l'existence du parasitisme chez les Péridiniens. Elles mettent au jour des organismes arrivés à tous les degrés différents de cette condition : parasitisme tégumentaire dérivant de la simple phorésie (*Oodinium*, *Apodinium*), parasitisme intestinal chez les *Blastodinium* et les *Haplozoon*, parasitisme cœlomique succédant probablement au parasitisme intestinal chez les *Syndinium*, et enfin parasitisme épicellulaire (*Chytriodinium*) et endocellulaire (*Gymnodinium tintinnicola* et *Trypanodinium*). Et correspondant à ces divers degrés toute une série d'adaptations trophiques (appareils de fixation, d'absorption) et de transformations régressives (végétation plasmodiale).

Elles apportent une nouvelle et démonstrative confirmation à cette loi que le parasitisme a pour conséquence une élévation considérable du pouvoir de multiplication. Cette élévation est réalisée ici par le passage d'une division binaire simple à une sporulation multiple, s'effectuant en une seule fois, ou se répétant périodiquement chez un même individu qui, assuré de ce fait d'une existence prolongée, est en même temps pour son espèce une souche d'expansion d'une puissance incomparable.

Au point de vue plus général ces recherches fournissent la notion certaine d'une sexualité ((DUBOSCQ et COLLIN) dans ce groupe où elle n'était certes pas hors de conteste, malgré les observations de ZEDERBAUER (1904) sur *Ceratium hirundinella* et de JOLLOS (1910) sur *Gymnodinium fucorum*.

L'étude des *Paradinium* et celle des *Ellobiopsidae* révèle l'existence entre ceux-ci et les Péridiniens de caractères communs dont la discussion

1. Démonstration faite à la Soc. Zool de France. Séance du 26 février 1913. (*Bull. Soc. Zool. Fr.* XXXVIII p. 68).

rénovera et élargira la question encore très obscure des affinités, des limites, et peut-être même de l'origine des Dinoflagellés.

UTILITÉ D'UNE ÉTUDE D'ENSEMBLE. — Mais tous ces matériaux si rapidement accumulés ne forment aujourd'hui qu'un ensemble chaotique et flottant, dont il devient utile de tenter la systématisation. Ce sera le but général de ce mémoire. Celui-ci n'en est pas moins essentiellement l'exposé développé et complété des faits que je n'ai fait connaître jusqu'ici que sous forme de notes préliminaires très succcintes et celui de nombreux faits inédits : en particulier dans l'étude des *Paradinium*, dont j'aurai à décrire plusieurs formes nouvelles et qui nous amènera à discuter de la nature des *Neresheimeria* (= *Lohmanella*) ces curieux parasites des Fritillaires découverts par LOHMANN (1896) et étudiés par NERESHEIMER (1904) et rangés par lui, eux aussi, dans les Mésozoaires (1908). Des *Oodinium*, des *Blastodinium*, des *Syndinium* et des *Paradinium*, je ferai ici l'étude cytologique qui n'a été qu'à peine effleurée dans mes publications préliminaires et pour le second de ces genres seulement.

PLAN DU TRAVAIL. — Il me reste, après avoir défini le but et l'objet de ce mémoire, à en justifier le plan. Après deux chapitres d'introduction viendra une partie spéciale, suite de monographies de genres et d'espèces, puis une partie générale.

Suivant quel ordre convenait-il d'étudier les genres et les espèces dans la partie spéciale ?

En présence d'un groupe constitué, dont la systématique représenterait, autant qu'il est possible, les relations naturelles des êtres qu'il comprend, il suffirait d'intercaler à sa place chaque étude d'une forme nouvelle, ou toute observation relative à une forme connue; ou bien si dans ce même groupe les grandes lignes de l'organisation et du cycle évolutif se trouvaient fixées, l'on pourrait suivant l'ordre anatomique ou évolutif exposer les faits nouvellement acquis.

Mais dans l'état actuel de nos connaissances sur les Péridiniens parasites, ni l'une ni l'autre de ces conditions n'est réalisée. Ils ne forment point un groupe naturel et leur systématique est à établir de toutes pièces ; ses bases mêmes font défaut, car la classification des formes libres nues est indécise et toute provisoire. L'autonomie même de beaucoup de ces dernières reste douteuse.

Encore moins peut-il s'agir actuellement d'une anatomie comparée des Péridiniens parasites. Nous verrons combien il est délicat d'affirmer

l'homologie d'organes même très semblables de forme et de fonction comme, par exemple, les appareils de fixation et d'absorption.

Systématique et anatomie comparées ne pourront être abordées, et d'une manière très prudente, que dans la partie générale du mémoire.

L'ordre adopté a été le suivant : les parasites seront rangés suivant leur siège par rapport à l'hôte dans un ordre qui, par conséquent, est plus topographique qu'éthologique : parasites externes, parasites intestinaux, parasites cœlomiques, et enfin, parasites sur ou dans les œufs et les protozoaires.

On me reprochera peut-être de ne pas avoir adopté un ordre de monographies de genres et d'espèces fondé sur le mode de nutrition des parasites. Cet ordre-là, plus scientifique que le premier n'eut point été cependant l'ordre éthologique intégral. Ce dernier doit tenir compte à la fois du siège du parasite et de son mode de nutrition et nous aurions dû pour l'établir et le justifier instituer une discussion dont nous ne posséderons les éléments qu'à la fin du mémoire. Elle fera l'objet d'un important chapitre de la partie générale. L'ordre topographique, au contraire, peut être établi d'emblée.

Mais avant d'aborder l'étude monographique des genres et des espèces, je dirai dans quelles conditions ce travail a été effectué, où et comment le matériel a été recueilli, par quelles méthodes il a été mis en œuvre, afin que mes observations puissent être facilement reprises et complétées, car les lacunes y sont encore considérables. Je ne manquerai d'ailleurs pas de les faire ressortir.

CONDITIONS, LIEUX, MATÉRIAUX ET MÉTHODES DE RECHERCHES

Lieux et dates. — Comme je l'ai dit dans mon avant-propos, c'est presque exclusivement à Banyuls-sur-Mer, au Laboratoire Arago ou à bord du « Roland » vapeur du Laboratoire, que les matériaux de mon travail ont été recueillis et étudiés. J'ai passé en outre une quinzaine de jours à la station zoologique de Cette, en juillet 1907, et un mois environ à la station zoologique Russe de Villefranche-sur-Mer, en mars-avril 1911.

Il ne me paraît pas superflu de donner ici les dates de mes séjours à Banyuls, ne serait-ce que pour fixer les chercheurs futurs sur l'étendue des

lacunes qui ont entrecoupé mes recherches au cours de ces huit années. Nous verrons en effet la plupart des Péridiniens parasites offrir les indices d'un rythme évolutif annuel. Voici donc ces dates :

1905 5 septembre-7 octobre ;
1906 28 juin-26 juillet ; 4 septembre-1er décembre ;
1907 24 mars-1 novembre ;
1908 17 septembre-17 novembre ;
1909 17 juin-17 août ;
1910 15 septembre-15 novembre ;
1911 24 août-15 octobre ;
1912 4 août-2 novembre ;

Sur la période de décembre à mars, les documents me font donc complètement défaut. Je n'en ai que peu sur celle d'avril à juillet.

INVESTIGATIONS DANS LA FAUNE BENTHIQUE. — La condition pélagique des organismes chez lesquels j'avais rencontré les *Blastodinium* et les *Apodinium* qui est aussi celle des Dinoflagellés libres, orientait naturellement mes investigations vers le domaine planctonique.

Cependant les mentions faites par PERTY (**1852**), E. PERRIER (**1889**), CUÉNOT (**1891**), de Dinoflagellés dans le tube digestif d'une Planaire, et de deux Echinodermes, et plus récemment la découverte chez les Annélides par V. DOGIEL (**1906**) des *Haplozoon*, et l'interprétation de leur nature dinoflagellée (CHATTON, **1907**) faisaient présumer que les êtres pélagiques n'étaient pas les seuls qui pussent servir d'hôtes aux Péridiniens.

Mais pour ne pas étendre sans limites le champ de mon travail, j'ai voulu me borner dans la recherche des Dinoflagellés parasites chez les êtres benthiques, à examiner spécialement à cet égard les Copépodes limicoles et arénicoles, et ceux qui vivent dans les algues du littoral, les uns et les autres appartenant en majeure partie aux Harpacticides et aux Asterochirides.

La comparaison valait d'être faite à ce point de vue entre les pélagiques, qui offraient au développement des Péridiniens intestinaux et cœlomiques des conditions si favorables, et les benthiques que leur existence plus sédentaire et apparemment plus confinée, semblait exposer plus encore que les premiers aux hasards de la contamination.

Chez aucun de ceux-ci que j'ai examinés je n'ai rencontré de parasites dinoflagellés, non plus que chez les autres Crustacés (Isopodes, Amphipodes, Cumacés, Schizopodes) non plus que chez les Acariens, les Anné-

lides, les Nématodes et les Nématoïdes, les Chaetognathes, les Planaires et les Némertiens, qui en même temps que les Copépodes sortaient du sable, de la vase et des algues où ils vivaient côte à côte.

A plusieurs reprises à Banyuls et à Villefranche, j'ai examiné des *Antedon rosaceus* et des *Echinaster sepositus* dans l'espoir d'y retrouver les singulières agglomérations de *Prorocentrum micans* que E. Perrier, puis Cuénot avaient signalées chez ces Echinodermes. Ce fut aussi sans succès.

J'ajouterai enfin que chez les Ascidies simples et surtout chez les composées que mon ami E. Brément et moi, avons beaucoup scrutées au cours de nos recherches sur les Copépodes ascidicoles, aucun Péridinien parasite ne s'est jamais révélé.

Mais ceci n'est point pour décourager les chercheurs futurs, car il ne s'agit pas là d'observations répétées et méthodiques comme celles que j'ai faites sur les organismes pélagiques.

Investigations dans la faune pélagique. Le plancton dans la baie de Banyuls. — a. *Plancton océanique.* A de rares exceptions près, toutes mes pêches au filet fin ont été effectuées dans la baie de Banyuls à moins d'un mille de la côte, par conséquent dans la zone du plancton néritique, la seule qui me fut journellement accessible. Les quelques tentatives que j'ai faites pour aller chercher plus au large le plancton océanique ne m'ont donné que de maigres résultats.

La région de Banyuls si favorisée sous le rapport de sa faune terrestre et de sa faune marine littorale et benthique ne l'est guère quant à l'ensemble de la faune pélagique. Cela tient à la configuration de la côte et au régime des vents qui y règnent.

Banyuls[1] occupe le fond d'une baie largement ouverte à l'est, en un angle droit dont un côté à direction S.O-N.E., long de 4 kilomètres est constitué par les falaises du Cap Béar, et l'autre N.O.-S.E., plus réduit par celles du cap l'Abeille, tous deux contreforts des Albères.

Mais cette baie n'est elle-même qu'une anfractuosité d'un golfe plus large limité au nord par la côte du Languedoc et du Roussillon, et au sud par l'énorme saillie du cap Creux, qui dévie vers le large les courants du sud.

Jusqu'à 12 milles de la côte, en moyenne, s'étend le vaste plateau continental qui s'abaisse progressivement à 150 m. pour faire place brusquement à des fonds de 600 à 800 m. et plus.

1. Consulter la carte détaillée du littoral et des fonds, dressée par G. Pruvot (1894), et le mémoire qui l'accompagne.

Ceux-ci sont trop éloignés du littoral pour que, comme à Villefranche, à Naples ou à Messine, leur faune puisse l'atteindre, et ce n'est pas là la moindre cause de la pénurie de la baie de Banyuls en pélagique hauturière. On sait en effet, — BOUTAN et RACOVITZA (1895) l'ont montré spécialement en ce qui concerne les parages de Banyuls — que celle-ci effectue, sous l'influence des conditions, qui règnent à la surface : agitation, température, lumière, des mouvements d'ascension et de plongée dont l'amplitude atteint plusieurs centaines de mètres, mouvements que l'élévation du plateau continental paraît rendre ici impossible.

Une autre raison de cette pénurie est sans doute l'agitation exceptionnelle, redoutée des navigateurs, des eaux du Golfe du Lion, due à la fréquence et à la violence du mistral. Ce vent qui souffle du N.-N.E., règne surtout à la fin de l'hiver, parfois durant des semaines entières et au printemps non sans faire de fréquentes apparitions en été et en automne. Sa violence se dépense en pure perte pour toute activité maritime. Au travailleur du plancton, il n'amène aucun être du large. Il souffle de terre. Le déchet des jours de travail que je lui dois est considérable, surtout en 1907. Le vent du Sud vient pour la fréquence et la violence, après le vent du Nord. N'était la barrière du cap Creux, il pousserait peut-être jusqu'à Banyuls le plancton hauturier. Ceci se produit quelquefois lorsque sa direction s'incline vers l'Est. On assiste alors à des arrivages de Cténophores : *Beroë* et *Hormiphora*, d'Acalèphes de Siphonophores : Diphyidés, Vélelles, *Agalma* toujours disloquées, de Carinaires, de Salpes. Je n'ai vu qu'une seule fois des Cestes, des *Eucharis*, des Hesperides, jamais de *Praya*, de *Forskalia*, d'*Halistemma*, de Physalies, de Cymbulies, de Pterotrachées, de Pyrosomes que l'on pêche communément à Villefranche.

Lorsque c'est le vent d'Est franc qui s'établit — ce qui arrive quelquefois entre septembre et avril — il soulève une grosse houle qui rend toute pêche impossible et brise contre la côte tout ce qu'elle transporte.

La vague n'est d'ailleurs pas le seul véhicule de la pélagique hauturière. Les courants jouent à cet égard un rôle beaucoup plus important et le matériel qu'ils transportent est en meilleur état. Mais les courants ne paraissent soumis dans la baie de Banyuls à aucun régime fixe. Je ne manquais jamais quand il s'en montrait d'y traîner le filet, mais le plus souvent sans y trouver autre chose que des débris d'origine terrestre.

Mais il est à remarquer ici que c'est pendant l'été et l'automne, c'est-à-dire durant la période, où dans les stations à faune pélagique riche, celle-ci

atteint ses minima quantitatifs et qualitatifs, que j'ai effectué mes pêches à Banyuls. Déjà à l'approche de l'hiver, se montrent certaines formes hauturières comme *Fritillaria pellucida*, que j'ai pêchée les 21, 22, 23 novembre 1906 et les 27, 28, 29 octobre 1912.

En avril 1910, M. CAULLERY a retrouvé cette appendiculaire assez abondante, tandis que je ne l'ai jamais observée moi-même d'avril à novembre.

La même remarque s'applique à *Calanus helgolandicus* que M. CAULLERY a recueilli à Banyuls le 15 avril et le 12 mai 1910 et que je n'ai jamais vu moi-même en été et en automne dans cette station.

Et il serait à rechercher, d'une manière méthodique, pendant les beaux jours d'hiver et de printemps, s'il n'est pas quelque lieu dans les parages de Banyuls, en rapport avec certains accidents du littoral, et la direction des rechs ou abîmes qui coupent le plateau continental, où le plancton du fond ou celui du large se montrerait d'une manière à peu près constante.

J'ai pris part à bord du *Roland*, en 1909, à une campagne de pêches bathypélagiques par 800-1000 mètres au large du cap Creux et du cap des Mèdes, dirigée par M. RACOVITZA.

Aucun des organismes que j'ai examinés tant à bord qu'au retour au laboratoire : copépodes (*Augaptilus longicaudatus* GIESBR.), nombreux schizopodes, amphipodes (Hespérides, Phronimes) *Tomopteris*, *Sagitta gigantea*, ne m'a fourni de Péridiniens parasites.

Des pêches faites en surface, aux mêmes lieux, ne m'ont donné qu'une faune très peu dense de Copépodes (principalement *Eucalanus*, *Hemicalanus* et *Mecynocera*, d'Appendiculaires : *Oikopleura*) également indemnes de parasites.

b. *Plancton néritique.* Dans les eaux de Banyuls, la pénurie du plancton océanique est compensée par la richesse du plancton néritique. Mais ce qu'il faut entendre par là est à préciser.

D'après la nomenclature des océanographes, le district néritique est la région qui s'étend au-dessus du plateau continental. Partout ailleurs c'est le district océanique. La limite géographique des deux districts est donc très précise, mais on conçoit que celle de leur faune flottante le soit beaucoup moins.

S'il est vrai que les formes littorales n'émigrent guère au large, celles du large sont, par contre, souvent poussées à la côte. D'où la distinction que HÄCKEL (1891) a dû faire dans le plancton néritique entre les êtres qui sont des pélagiques vrais, qui ne vivent sur le fond à aucune époque

de leur existence, et ceux qui, plus ou moins longtemps benthiques, ont cependant une phase de vie flottante. Ce sont pour la plupart des larves ou des formes de dissémination (Méduses métagénétiques, formes épitoques d'Annélides, etc.). Les premières constituent le *holoplancton*, les secondes le *meroplancton* de HÄCKEL. Or il semble que très souvent l'on ait tendance à confondre les termes holoplancton et plancton océanique en tenant pour originaires et émigrés de la haute mer tous les pélagiques vrais du district néritique.

Cette manière de voir ne me paraît pas conforme à ce que j'ai pu observer moi-même à Banyuls, et je puis dire que dans cette localité il existe une faune holopélagique néritique bien définie, qu'il vaudrait même mieux appeler faune holopélagique littorale, car elle est loin de s'étendre jusqu'aux limites du plateau continental.

Ce n'est pas que les animaux qui la composent ne puissent se rencontrer jusque là et même dans le district océanique, non plus qu'ils soient toujours présents en un point déterminé de la côte. Mais jamais je ne les ai rencontrés d'une manière aussi constante, et en aussi grande abondance au large que dans la baie. Ce sont les Copépodes à adaptations pélagiques peu accentuées, ayant pour la plupart conservé la forme trapue, cyclopoïde, et médiocrement transparents, qui forment la majeure partie de cette faune.

LES COPÉPODES HOLOPÉLAGIQUES NÉRITIQUES. — Les plus constants à Banyuls sont :

CALANIDAE :	*Calanus helgolandicus* CL.
	Paracalanus parvus CL.
	Calocalanus styliremis GIESBR.
	Clausocalanus furcatus G. BRADY.
	C. arcuicornis DANA.
CENTROPAGIDAE :	*Centropages typicus* KRÖYER.
	Temora stylifera DANA.
CANDACIIDAE :	*Candacia simplex* GIESBRECHT.
PONTELLIDAE :	*Anomalocera patersoni* REMPLETON.
	Acartia clausi GIESBR.
CYCLOPIDAE :	*Oïthona similis* CLAUS.
	O. nana GIESBR.
	O. plumifera BAIRD.
HARPACTICIDAE :	*Microsetella atlantica* BRADY et ROBERTSON.
	Clytemnestra scutellata DANA.

ONCAEIDAE :	*Oncaa media* GIESBR.
	O. minuta GIESBR.
CORYCOEIDAE :	*Corycœus rostratus* CL.
	C. venustus DANA.

Ce sont précisément ces Copépodes qui m'ont fourni la plupart des matériaux de ce travail : les *Blastodinium* et *Schizodinium*, les *Syndinium*, les *Paradinium* et *Trypanodinium ovicola*.

LA PÊCHE. — Chaque matin, lorsque le temps le permettait, entre 5 et 8 heures, le filet était traîné dans la baie, à l'aviron, à une distance de la côte variant entre 500 et 1.000 mètres, quelquefois à la voile ou au moteur, à un mille et plus.

Voici les caractéristiques du filet employé : Diamètre de l'ouverture : 30-40 centimètres; Longueur : 2-3 mètres; Maille d'environ 0 mm. 02 à 0 m. 1. Poche terminale souple, en toile très serrée, fermée par une pince à forcipressure. L'expérience des récipients métalliques en usage m'a amené à leur substituer cette poche souple, qui a sur eux, et surtout sur ceux qui sont à fond plat, l'avantage, étant donnée sa forme irrégulière, de ne pas réfléchir l'eau, en déterminant dans le filet un courant de sortie qui entraîne toujours une partie de la pêche. Ceci est d'autant plus important à éviter que le filtre est plus dense, et que la vitesse de l'embarcation est plus grande. Or, la densité du filtre a un double avantage : celui de retenir les très petits organismes, et celui de réduire la vitesse de filtration, par conséquent la violence du choc qu'ils donnent à la paroi du filet. Sous l'effet de ce choc, divers parasites peuvent être chassés de leur hôte : les *Apodinium* du pharynx des Fritillaires, les sporocytes dissociés des *Blastodinium* de l'intestin des Copépodes, et les masses plasmodiales des *Paradinium* du cœlome des *Acartia*.

Beaucoup d'animaux trop comprimés sont tués et la survie des autres dans les bocaux d'observation se trouve réduite. Dans une mer très ventée, où l'on est exposé à pêcher le plus souvent dans la brise, ou lorsque l'on traîne le filet à la voile et au moteur, chaque fois, en un mot que l'on ne commande pas avec précision la vitesse de son embarcation, un filet dense est indispensable si l'on tient à conserver vivants les animaux les plus délicats.

La plongée du filet variait de 0 à 15 mètres, mais le plus souvent elle ne dépassait pas 4 mètres. L'agitation superficielle due à une brise moyenne ne modifie pas sensiblement la richesse des couches superficielles en organismes pélagiques. Mais dès que les particules du fond sont

soulevées par la houle, ils diminuent considérablement de nombre.

Conservation de la pêche. Tentatives d'élevage. — La plus grande partie de ce travail est faite d'observations et de dessins pris sur le vif. Si l'expérimentation n'y tient pas plus de place, c'est à cause de l'extrême fragilité des organismes pélagiques dont l'élevage n'est pas encore pratiquement réalisable.

Aux chaudes journées d'été : juillet, août, septembre, la survie du plancton en masse ne dépasse guère 5 ou 6 heures. J'ai essayé de plusieurs procédés pour la prolonger. Agitation par agitateurs solides, par courant d'air, circulation d'eau, ne m'ont pas donné de résultats satisfaisants. Le mieux est de fragmenter la pêche en plusieurs bocaux que l'on immerge à peu près complètement, dans un bac à eau fraîche, autant que possible à l'obscurité. De temps à autre on enlève le sédiment des organismes morts. On peut ainsi utiliser l'après-midi une partie de la pêche faite le matin.

Lorsqu'on isole les organismes intéressants dans de petits cristallisoirs bien propres, en eau bien pure, à l'abri des poussières, de la lumière et de la chaleur, on peut les conserver plusieurs jours. Des *Fritillaria pellucida* ont ainsi survécu deux jours ; des *Paracalanus* et des *Clausocalanus*, douze et dix-sept jours ; un *Oodinium*, détaché de son hôte, a pu être amené au bout de 24 heures jusqu'à la sporulation. Mais bien que la durée de la survie obtenue pour les Appendiculaires et les Copépodes dépasse de beaucoup le temps nécessaire pour saisir chez les parasites d'importantes transformations évolutives, les résultats de semblables tentatives sont toujours médiocres. Les hôtes ne se nourrissent pas, ils dégénèrent et leurs parasites avec eux, presque toujours même avant eux. Toutes les tentatives que j'ai faites pour nourrir les hôtes ont abouti, par l'introduction de matière organique putrescible, à leur destruction bactérienne rapide. On conçoit que dans ces conditions toute expérience et toute observation à échéance quelque peu prolongée ait été impossible. Personnellement je ne me suis pas attaché à étudier d'une manière méthodique une technique qui permît de faire l'élevage tout au moins des *Paracanalus* et des *Clausocalanus*, ce que je considère cependant comme parfaitement réalisable. Mais je n'ai jamais été assuré de pouvoir faire à la mer un séjour assez prolongé pour mener à bien pareille entreprise qui eût exigé beaucoup de temps et surtout de la continuité dans l'effort.

A priori, il me paraît moins difficile d'élever, au moins pendant un

certain temps, des Copépodes pélagiques, que de mener jusqu'à l'oursin, comme l'a fait Delage, un pluteus issu de l'œuf.

L'examen *in vivo* chez des êtres aussi translucides que le sont les pélagiques révèle la plupart des détails de leur organisation, et il dispense même jusqu'à un certain point de l'emploi des méthodes cytologiques. Ceci est heureux, car pour certains d'entre eux, les *Apodinium*, par exemple, je n'ai pas eu suffisamment de matériel pour pouvoir en fixer en vue d'une étude sur coupes.

Il est cependant des cas où pareille étude est absolument indispensable. Elle seule m'a permis de distinguer parmi les parasites cœlomiques dont les stades végétatifs plasmodiaux, et même pour certains, d'entre eux les flagellispores, sont si semblables *in vivo*, les deux types si différents que sont les *Syndinium* et les *Paradinium*.

Fixation. Coupes. Coloration. — Les organismes intéressants de cette pêche étaient fixés isolément, mais quand la pêche en contenait une proportion assez élevée, une partie était fixée en masse. Il importe dans cette opération de la fixation en masse d'éliminer tous les animaux morts qui pourraient fournir sur les coupes des images pouvant prêter à des interprétations erronées. Il suffit pour cela de laisser reposer le bocal dont on veut fixer le contenu pendant une dizaine de minutes, jusqu'à ce que tous les organismes morts et immobiles soient sédimentés. Cette sédimentation a en outre l'avantage d'éliminer les particules solides, les Radiolaires et les Diatomées qui gênent le triage ultérieur par les enchevêtrements qu'ils forment, et dont les squelettes siliceux peuvent être nuisibles à la perfection des coupes en masse.

On filtre sur un tissu dense (soie à bluter, par exemple) la partie non sédimentée du bocal, que l'on immerge sans laisser égoutter et sans retourner le filtre, dans un cristallisoir contenant le fixateur.

Les Péridiniens parasites sont d'une texture extrêmement délicate qui ne supporte pas l'effet des fixateurs sans altérations considérables, ce qui tient à la grande quantité d'eau contenue dans leur cytoplasme, soit dans les lacunes comme chez les *Apodinium*, soit intimement mélangée à ses particules comme chez les Péridiniens plasmodiaux.

Les fixateurs qui m'ont le mieux réussi sont le liquide de Bouin à base d'eau de mer ou d'alcool (Bouin-Duboscq) et les solutions osmiques, en particulier le Flemming fort. Le mélange faible, même préparé à base d'eau de mer, ne m'a donné que des fixations très insuffisantes. Ces derniers ont un inconvénient. Ils conservent mal les tissus des Copépodes.

Je n'ai d'ailleurs pas trouvé de mélange qui me permît d'obtenir des fixations parfaites à la fois pour les cellules des parasites et pour les tissus des hôtes. A ces derniers c'est le liquide de Bouin à base d'eau de mer, ou celui de Bouin-Duboscq, qui conviennent le mieux.

Les organismes fixés sont coupés soit isolés, soit en masse. Dans ce dernier cas, un triage est toujours nécessaire. Il importe de n'inclure ensemble que des Copépodes de même espèce, car si les adultes d'espèces différentes sont à la rigueur reconnaissables sur coupes, les formes jeunes ne le sont pas du tout. J'effectue le triage dans l'alcool, puis deshydrate, éclaircis à l'essence de cèdre. Une vingtaine d'individus sont réunis dans une petite goutte de ce produit suspendue à une aiguille lancéolée. L'excès d'essence est absorbé au moyen de papier buvard; les Copépodes sont alors portés par l'aiguille lancéolée à la surface du bain de paraffine, qui doit être assez profond (la hauteur d'une capsule en étain suffit) pour qu'en gagnant lentement le fond ils abandonnent progressivement la majeure partie de l'essence de cèdre. Ils se couchent côte à côte sur le flanc, sur le dos ou sur le ventre et si le bloc est coupé parallèlement à son fond, les Copépodes le sont, sans qu'il soit nécessaire de les orienter, parallèlement soit à leur plan frontal, soit à leur à leur plan sagittal, sens tous deux très favorables à l'étude des rapports du parasite avec les organes de l'hôte.

Ce procédé des coupes en masses permet d'épargner beaucoup de temps, sans faire courir aucun risque aux objets que l'on prépare. Il crée la possibilité de couper un grand nombre d'individus, dont certains, en apparence non parasités, peuvent montrer sur les coupes des stades fort intéressants.

Comme colorations j'emploie : après fixation osmique la safranine ou le Magenta suivis de vert lumière, l'hématoxyline au fer de Heidenhain ; après fixation picrique, la même hématoxyline ferrique, le glychémalun de Mayer avec différenciation par l'eau acidulée, l'une comme l'autre seules ou suivies de coloration plasmatique, simple ou double. Je pratique beaucoup depuis longtemps déjà une double coloration éosine-vert lumière particulièrement brillante et instructive pour les tissus des Copépodes. Dérivée de la méthode de Prenant, elle en est une simplification : faire dissoudre dans l'alcool à 95° de l'éosine W. G. et du vert lumière F. S. jusqu'à saturation des deux couleurs (Le mélange se conserve indéfiniment). Plonger dans la solution les lames pendant cinq minutes. Les coupes en sortent roses, les plonger dans un bain d'alcool absolu contenant 5 p. 100 d'acide acétique, en surveillant de temps à autre au micros-

cope jusqu'à différenciation nettement verte du tissu conjonctif (s'il s'agit de vertébrés) ou de la chitine (s'il s'agit d'arthopodes). Laver au toluène ou au xylol. Monter au baume neutre. C'est surtout, en somme, une méthode topographique, très utile pour l'étude de la répartition des plasmodes parasites.

Comme méthode cytologique, je lui préfère, après fixation picrique, la coloration de Mann que je pratique aussi d'une manière très simplifiée, qui ne le cède en rien comme résultats à la méthode originelle : faire dissoudre dans l'eau distillée du bleu de méthyle, et de l'éosine W. G. jusqu'à saturation des deux couleurs (Le mélange est inaltérable). Plonger les lames dans la solution pendant un quart d'heure. Les passer aussi vite que possible dans l'eau et les immerger aussitôt dans un tube d'alcool à 95°, de là dans un tube d'alcool absolu contenant une goutte d'ammoniaque par 10 cmc. Les coupes ayant pris dans cette solution une teinte nettement rose (elles étaient violettes), les plonger dans l'essence de girofle, où au bout d'une à deux minutes les éléments cyanophiles (tissu conjonctif, chitine, chromatine nucléaire non associée à la plastine) deviennent nettement bleus, tandis que la substance musculaire, les nucléoles, les caryosomes restent d'un rose brillant. L'examen dans l'essence de girofle permet de bien se rendre compte du degré de différenciation que l'on peut accentuer, s'il est insuffisant, en repassant de l'essence de girofle à l'alcool alcalin et inversement. La coloration a le grave inconvénient de n'être pas très fixe, mais elle est très précise.

J'ai été amené dans plusieurs cas à user de techniques spéciales que j'indiquerai dans le cours du mémoire.

PREMIÈRE PARTIE

Etude monographique des genres et des espèces

PÉRIDINIENS STRICTS

I. PARASITES A SIÈGE EXTERNE

Dans cette catégorie se rangent les genres *Oodinium*, *Apodinium* et *Parapodinium* qui comprennent des parasites des Appendiculaires ou d'autres Métazoaires pélagiques. On pourrait y introduire aussi les genres

Chytriodinium et *Paulsenella* qui renferment des parasites qui se développent sur les œufs des Copépodes ou sur les Diatomées, plutôt qu'à leur intérieur. Mais leur place est aussi bien dans les parasites de la quatrième catégorie (parasites des œufs et des protistes).

Genre **OODINIUM** Chatton 1912[1]

Fig. 1-16, pl. I.

Gymnodinium Pouchet (1885 *a*, p. 33).
Gymnodinium Lemmermann (1899, p. 358).
Salpicola Bargoni (1894, p. 43) ; non Richiardi (1880, p. 147).
Oikopleura Kellner (1907, p. 653).
Gromia Brooks et Kellner (1908, p. 93).
Gymnodinium V. Dogiel (1910, p. 433).
Oodinium Chatton (1912, p. 85).
Diplodinium Klebs (1912, p. 442).

Espèce type du genre : *Oodinium Poucheti* Lemmerman 1899

Sommaire

Compréhension du genre. — Nous groupons dans ce genre toute une série de formes, parasites externes de divers animaux pélagiques, dont l'évolution est loin d'être bien connue, mais dont la nature dinoflagellée ne fait point de doute, encore que certaines d'entre elles aient été interprétées soit comme des Foraminifères parasites (Bargoni 1894,

1. Pour la discussion de la nomenclature, voir p. 25.

BROOKS et KELLNER **1908**) soit comme les œufs des Appendiculaires qui en étaient porteuses (KELLNER **1907**, BROOKS et KELLNER **1908**).

Elles ont en commun les caractères suivants, saisissables au premier abord sur les figures :

Leur corps fixé à l'état végétatif, de grande taille (150-200μ) ovoïde ou sphérique, sans sillons ni flagelles, à cuticule bien individualisée, à noyau volumineux vésiculeux.

Leur appareil de fixation, tronc court et robuste à structure fibrillaire, rétractile ou caduc, qui leur permet de se libérer.

Leur reproduction par dinospores nombreuses résultant de segmentations égales et répétées du corps à l'état libre.

Tous caractères d'adaptation au parasitisme qui les différencient nettement du type du genre *Gymnodinium* STEIN, le *Gymnodinium fuscum* (EHRBG.), forme libre.

HISTORIQUE. — Le type du genre *Oodinium* a l'avantage d'être la forme à la fois le mieux et le plus anciennement connue. C'est le parasite découvert par POUCHET en 1883 (**1885** *a*) sur les Appendiculaires de la baie de Concarneau, et qu'il a appelé *Gymnodinium pulvisculus*.

Des formes analogues, dont les liens spécifiques avec le type sont actuellement difficiles à préciser, ont été fortuitement observées dans la suite, sur des animaux pélagiques appartenant à des groupes variés : sur des Siphonophores par POUCHET (**1885** *a*) lui-même à Concarneau ; sur la branchie des Salpes de Messine, par BARGONI (**1894**) qui les tient pour des Gromidés d'un genre nouveau (*Salpicola*) ; sur la queue d'une Appendiculaire des Antilles : *Oikopleura tortugensis* BR. et KELL., par BROOKS et KELLNER (**1908**) qui, renouvelant à leur sujet l'erreur de BARGONI, les décrivent sous le nom de *Gromia appendiculariae* ; enfin à Naples, sur les Salpes, les *Alciope* et sur des Ptéropodes indéterminés, par V. DOGIEL (**1910**) qui les identifie à l'espèce de POUCHET.

A Banyuls j'ai moi-même observé, fixées sur la queue d'*Oikopleura dioïca* FOL., des formes que je crois identiques aux parasites de POUCHET et qui, comme eux se rencontraient aussi à l'état libre. J'en ai vu aussi végéter dans la cavité palléale de *Criseis acicula* RANG (Ptéropodes).

A Villefranche, puis à Banyuls, j'ai pu étudier quelques individus d'un parasite du même groupe, fixés sur le corps d'une autre Appendiculaire, *Fritillaria pellucida* BUSCH, et que pour des raisons exposées plus loin, je considère comme spécifiquement distinct du type. Je dois enfin

à M. Caullery des notes et dessins inédits sur le parasite des Salpes, qu'il a revu lui-même à Naples.

Le genre Gymnodinium est un complexe de formes disparates. — Pouchet a classé le parasite des Appendiculaires dans le genre *Gymnodinium*, en raison de la condition nue des petits Péridiniens auxquels aboutissait son évolution. Ce genre comprenait alors, à l'exception des *Hemidinium* et des *Polykrikos*, bien caractérisés par certaines particularités de structure, et il comprend encore maintenant, bien qu'on en ait distrait depuis quelques autres formes de grande taille à caractères morphologiques tranchés (*Spirodinium*, *Pouchetia*, *Cochlodinium*), la très grande majorité des Péridiniens nus, et parmi ceux-ci, cette infinité de petites formes éparses dans la mer, et si peu différenciées qu'on ne sait les distinguer ni génériquement ni spécifiquement, lorsqu'on les trouve en liberté. Il y a là de tout : des formes nues de petite taille, des dinospores de grands Péridiniens nus ou cuirassés et toute la série des spores des parasites.

Pouchet a d'ailleurs dit lui-même à satiété l'extrême difficulté de classer tous ces Péridiniens : « Si les *Gymnodinium* de grande taille peuvent être facilement classés d'après leur caractère, il n'en est plus de même pour une infinité de petites formes, véritable poussière d'êtres, auxquels Ehrenberg avait appliqué déjà avec juste raison la désignation de *pulvisculus*[1]. Il suffit d'avoir reconnu chez eux une forme nettement péridinienne. Bien certainement tous ceux qui se sont présentés à nous, avec des caractères presque identiques de forme et de dimension n'appartenaient pas à la même espèce ; il est probable au contraire que les espèces en sont fort nombreuses. »

Les caractères des spores et des stades végétatifs dans la classification. Nécessité de genres spéciaux pour les parasites. Le genre *Oodinium*. — Comment Pouchet, qui reconnaissait aussi explicitement la pluralité des espèces parmi les petites formes, et qui se plaisait à montrer l'impossibilité de les classer, ne s'est-il pas avisé, en présence du parasite des Appendiculaires, qu'on pourrait le faire d'après les caractères des stades végétatifs ? Pourquoi a-t-il laissé celui de tous les Péridiniens que son évolution éloignait des formes connues jusqu'alors, dans ce *Gymnodinium pulvisculus* qu'il tenait lui-même pour un complexe inextricable : « Il demeurera donc entendu que nous appliquons ce nom *Gymnodinium pulvisculus* à tous les Péridiniens qui nous ont

1. On verra un peu plus loin que le *Peridinium pulvisculus* Ehrb. n'a pas du tout le sens que lui prête Pouchet.

offert la petite dimension et la forme générale que nous venons de décrire. »

C'est qu'à cette époque, où l'on ne connaissait les Péridiniens qu'à l'état flagellé, le cas tout nouveau et absolument isolé d'un organisme effectuant la majeure partie de son évolution et toute sa croissance à l'état fixé, ne suffisait pas à faire naître cette idée, qui s'imposera à nous au cours de ce mémoire, que la majeure partie des Péridiniens nus de petite taille ne représentent qu'une forme éphémère du cycle, la forme de reproduction indifférenciée, gamète ou flagellispore asexuée, et non pas, comme les Péridiniens cuirassés, un état végétatif hautement spécialisé par ses adaptations à la vie pélagique.

Etant donnée cette importance exclusive que l'on attribuait à la forme flagellée, c'est d'elle seule que l'on pensait pouvoir tirer les caractères de la classification.

Mais il n'est pas discutable aujourd'hui que l'on ne puisse ranger dans un même genre bien qu'il soit souvent impossible de les distinguer par leurs dinospores, des formes aussi différentes par leurs conditions d'existence, leur morphologie, leur évolution végétative et leur sporogénèse que le sont, par exemple, les *Apodinium*, les *Blastodinium*, les *Syndinium* et les formes affines au *Gymnodinium Poucheti*, et que ces dernières elles-mêmes doivent être séparées des *Gymnodinium* pour constituer un nouveau genre.

Pour les Péridiniens libres même, KLEBS (1912) vient de s'engager plus avant encore dans cette voie en créant un certain nombre de genres qu'il caractérise par leurs formes de repos (kystes, stades sédentaires). Et il reconnaît lui aussi la nécessité de démembrer le genre *Gymnodinium* : « Ich halte die Gattung *Gymnodinium* für ein buntes Gemisch verschiedenartiger Formen, die nach Kenntniss ihrer Entwicklungsganges mehr und mehr in gesonderte Gattungen zu trennen sind. Wir stehen hier vor der gleichen Ratsache wie bei den Algen, deren Schwärmzellen nach dem gleichen Typus gebaut, deren ruhende Zuständen aber aüszerst verschiedenartig sind. »

L'espèce type du genre *Gymnodinium* est en effet le *Gymnodinium fuscum* (EHRENBERG) extrait par STEIN (1878) du genre *Peridinium*, forme dulçaquicole.

Je propose donc pour le parasite découvert par POUCHET et les formes qui seront à classer à ses côtés, le nom de genre *Oodinium*. On ne saurait objecter que BARGONI a appliqué en 1894 le nom générique de *Salpicola*

à un parasite des Salpes que je reconnais moi-même être un *Oodinium* (voir p. 43). Le nom générique de *Salpicola* est en effet préoccupé par RICHIARDI (1880) qui l'a employé pour désigner un Copépode parasite des *Salpes* qui n'était d'ailleurs qu'une *Sapphirina.*

Oodinium Poucheti LEMMERMANN 1899.

Fig. 1-7, pl. I.

Gymnodinium pulvisculus POUCHET (1885, p. 33), pl. III. fig. 15-26, non EHRENBERG (1830, p. 38).
Gymnodinium Poucheti LEMMERMANN (1899, p. 358).
Oodinium Poucheti CHATTON (1912, p. 85).

Type de l'espèce : Parasites fixés sur la queue d'une *Oikopleura ?* indéterminée à Concarneau. Printemps. Eté.

I. RAPPEL ET CRITIQUE DES OBSERVATIONS DE POUCHET

LE CYCLE ÉVOLUTIF DU PARASITE. — « Vers le milieu de septembre 1883, dit POUCHET, les Appendiculaires étaient très nombreux et mon attention fut attirée par les corps bruns pédiculés, qu'un très grand nombre portaient fortement attachés sur leur queue, et que les mouvements incessants de celle-ci ne parvenaient pas à détacher. Les mêmes conditions se sont présentées au milieu de mai 1884, puis ensuite se sont retrouvées à la fin de la saison. »

« Ce parasite, ajoute-t-il, semble avoir échappé aux observateurs : FOL, RAY-LANKESTER, HELLER, USSOW, LANGERHANS, HARTMANN, REICHERT n'en parlent pas. Au reste, il n'est pas spécial aux Appendiculaires, et nous en voyons un dans nos préparations fixé à un Siphonophore... Sur les Appendiculaires il est toujours attaché à la queue, sans doute en raison des mues du reste du corps. Il est fréquent d'en trouver plusieurs sur le même Appendiculaire. »

POUCHET n'a pas identifié l'Appendiculaire en question, mais dans l'image qu'il en a donnée (fig. I *a*) on peut reconnaître à peu près à coup sûr une *Oikopleura,* sans naturellement pouvoir s'arrêter à une espèce déterminée.

Voici les faits essentiels relevés par l'auteur, quant à la morphologie t au cycle de cet organisme. Les formes jeunes sont de petits corps piriformes, de 20 μ de long sur 10 μ de large, insérés par leur pointe sur le tégument de l'hôte, d'abord hyalins, avec un noyau sphérique. Durant la croissance, le cytoplasme, qui est finement granuleux, brunit, devient de plus en plus opaque, mais laisse toujours voir en son centre un noyau

clair, devenu ellipsoïdal. Une mince cuticule enveloppe à la fois le corps et le pédicule, s'insérant au pourtour de la partie adhérente de celui-ci, qui s'étale en forme de disque sur le tégument de l'Appendiculaire. Ce pédicule devient fibreux et semble se prolonger à l'intérieur du cytoplasme replié en bourrelet autour de lui.

La surface de l'Appendiculaire est un peu déprimée au niveau de l'insertion pédiculaire et présente très souvent un système de plis très



FIG. I. *in* POUCHET (1885). *Oodinium Poucheti* (LEMM.) ; *a*, appendiculaire (*Oikopleura* sp.) porteuse de 4 parasites très jeunes ; *b*, *c*, parasites très jeunes ; *d*, *e*, plus âgés ; *f*, subadulte ; *g*, dinospore mûre, figurée ici par erreur. Est à rapporter à la figure II.

réguliers ; « d'autres fois, on pourrait croire, en observant l'insertion du pédicule obliquement ou de profil, à l'existence de digitations, de prolongement de celui-ci comparables à des racines ou à des *griffes*. Mais ce n'est qu'une apparence due aux changements survenus dans l'épithélium de l'Appendiculaire. »

Le parasite développé atteint les dimensions considérables de 170 à 180 μ, sans que son état unicellulaire se modifie.

Alors il se détache et devient libre, il flotte dans la mer. On le retrouve dans le filet fin en très grande abondance conservant sa figure piriforme. La cuticule l'enveloppe exactement par sa grosse extrémité ; du côté de la petite, au contraire elle se prolonge en cône effilé et fermé.

« L'être devenu libre va subir une évolution qui est commune au parasite manifestement détaché de l'Appendiculaire, et à d'autres corps qui ne sont sans doute qu'une variété du précédent, qu'on trouve en même temps dans la mer et qui vont passer exactement par les mêmes phases, ce qui permet d'identifier les uns et les autres ». Ils sont régulière-



FIG. II. *im* POUCHET (1885). *Oodinium Poucheti* (LEMM.) ; *a*, extrémité d'un parasite récemment détaché; *b*, parasite libéré, à mince cuticule et gros noyau central. Les granulations dessinent dans le protoplasme un reticulum rappelant l'aspect d'un épithélium ; *b*, parasite détaché venant de subir une première segmentation en long (à comparer avec la figure VII *b* de BARGONI) ; *c*, chaque moitié s'est sciudée en deux et dans chaque nouvelle cellule les noyaux sont déjà divisés ; *d*, produits ultérieurs des segmentations avec leurs coques. Spores gymnodiniennes, l'une mûre (figurée par erreur en *g*, figure I), les autres encore imparfaites.

ment ovoïdes au lieu de présenter la figure piriforme qu'ont les autres ; ils ont à peu près les mêmes dimensions, sont recouverts d'une cuticule et présentent dans leur centre un gros noyau ovoïde, clair, mais leur cytoplasme, quoique brun, est toujours moins foncé que celui des corps parasites. « Ce sont sans doute des parasites accidentellement détachés de bonne heure de l'animal quelconque sur lequel ils étaient fixés. »

En tout cas, l'évolution des uns et des autres ne présente aucune

différence. C'est une segmentation dont les produits restent indépendants. Elle est « ordinairement » longitudinale et divise le corps en deux moitiés. « On remarquera, dit l'auteur, cette disposition du premier plan de segmentation, passant par le grand axe du noyau ovoïde primitif. On peut voir également cette segmentation se faire transversalement, mais cela est plus rare ».

Les deux cellules se dégagent de leur enveloppe et se séparent. Elles le font à chaque division nouvelle, et pendant leur période de repos elles peuvent se sécréter une ou plusieurs cuticules et les rejeter successivement. Ces cellules diminuant progressivement de volume et perdant leur pigmentation finissent par ne plus mesurer que 11 μ ou moins. « On les voit alors s'agiter et on s'assure facilement que le produit ultime de tout ce processus est une multitude de petits *Gymnodinium pulvisculus* qui se répandent bientôt dans tout le liquide. » Leur corps est hyalin, légèrement bistré ; le noyau ovoïde est situé au niveau du sillon transversal.

Toute cette segmentation demande environ vingt-quatre heures.

Une seule fois dans ses travaux ultérieurs (**1885** *b*) POUCHET fait à nouveau mention du *Gymnodinium pulvisculus* : il signale qu'au commencement de septembre 1884, « les corps ovoïdes détachés des Appendiculaires, étaient abondants, mais de petite dimension comme s'ils se trouvaient arrêtés dans leur développement. »

LA DÉNOMINATION SPÉCIFIQUE. — Discutons maintenant rapidement la question de savoir quelle dénomination spécifique il faut lui appliquer. Bien que POUCHET déclare explicitement avoir emprunté le nom de *pulvisculus* à EHRENBERG, il a toujours écrit le nom du parasite des Appendiculaires : *Gymnodinium pulvisculus* POUCHET, nom que la plupart des auteurs ont transcrit ensuite de la même façon. C'est *Gymnodinium pulvisculus* (EHRBG.) qu'il fallait écrire.

Mais POUCHET a commis en plus une erreur manifeste de détermination en appliquant le nom d'EHRENBERG à son parasite. *Peridinium pulvisculus* EHRENBERG (**1830**) est en effet un Péridinien d'eau douce. EHRENBERG ne fait pas, il est vrai, mention de son habitat dans l'ouvrage où il propose ce nom. Mais dans son mémoire de **1831** et dans les *Infusionsthierchen* de **1838** il le signale comme ayant été trouvé près de Berlin. STEIN (**1878**) qui le classe dans le genre *Glenodinium* l'a observé dans des eaux stagnantes à Prague. KLEBS (**1883**) qui en fait en fin de compte un *Gymnodinium* n'en indique pas l'habitat précis, mais il le comprend dans une liste de flagellés d'eau douce.

Au surplus rien dans le texte de ces auteurs, si ce n'est l'étymologie même du nom, ne justifie cette idée de POUCHET, que l'appellation de *pulvisculus* désigne une infinité de formes disparates, caractérisées seulement par leur petite taille. Il semble au contraire que ces auteurs se soient accordés à attribuer ce nom à un seul et même Péridinien d'eau douce.

Le nom de *pulvisculus* ne pouvait donc être appliqué au parasite des Appendiculaires. C'est ce qu'a fait remarquer LEMMERMANN en **1899**, qui, invoquant la priorité du *Gymnodinium pulvisculus* KLEBS **1883** (! *sic*) a proposé pour l'espèce de POUCHET le nom de *G. Pouchetii* que nous écrirons maintenant conformément aux règles établies : *O. Poucheti* LEMM.[1].

II. *O. Poucheti*, A BANYULS-SUR-MER.

L'HOTE. — Le 25 mai 1907 quelques *Oikopleura dioïca* FOL, espèce ubiquiste et commune en tout temps dans le plancton de la baie de Banyuls, montrèrent pour la première fois, fixés sur la queue, des corps jaunes ovoïdes ou piriformes qu'à première vue l'on pouvait assimiler aux parasites des Appendiculaires de Concarneau. Le 28 mai, je les observais non seulement sur les *Oikopleura* sur lesquelles ils étaient d'ailleurs très rares, mais encore à l'état libre, avec ou sans traces de leur pédicule d'attache.

Le 6 octobre 1911, un très petit nombre d'exemplaires en tous points semblables aux précédents se trouvaient à l'état libre dans le bocal de pêche. Aucun sur les *Oikopleura dioïca* très nombreuses pourtant ce jour là. De même le 24 octobre 1912.

Ces organismes se présentaient à Banyuls dans les conditions mêmes où POUCHET les avait observés à Concarneau. Ils se sont, à l'observation prolongée, comportés de la même façon et je ne doute point qu'ils leur soient identiques, tout au moins ceux des pêches de 1907. L'identité de ceux de 1911 et 1912 est plus difficile à établir puisqu'il n'en a pas été vu d'exemplaires en place sur les *Oikopleura*.

Mes recherches n'ont pu porter que sur un matériel très restreint : une dizaine d'*Oikopleura* parasitées en tout, et une trentaine de formes libres. Aussi, leur résultat n'est-il guère autre chose qu'une confirmation, avec certaines précisions, des faits relatés par POUCHET, mais confirmation que l'on ne trouvera pas superflue étant donnée la suspicion où l'on

1. LEMMERMANN (1899) n'a pas lui-même observé *O. Poucheti*. Il ne le cite que d'après Pouchet (1885) et il lui attribue par erreur l'habitat méditerranéen, comme à tous les autres Péridiniens cités d'après l'auteur français

tenait les observations de ce savant, et l'oubli dans lequel elles étaient tombées dès l'époque de leur publication.

Préoccupé tout d'abord d'assister moi-même à l'évolution de ces Péridiniens, j'ai consacré tous ceux dont je disposais à l'étude de leur développement et de leur sporogénèse.



Fig. III. *Oodinium Poucheti* sur la queue d'*Oikopleura dioïca*. Le gros individu est arrivé au terme de sa croissance. Le petit montre comme le vestige d'un sillon transverse. (× 520).

Je regrette cependant d'avoir négligé de conserver par les méthodes cytologiques quelques-uns des individus de 1907 fixés sur les *Oikopleura*, individus qui m'auraient servi pour étudier la structure de l'appareil fixateur ; je le regrette d'autant plus que ces individus n'ont point évolué jusqu'à la différenciation des dinospores.

Je n'ai obtenu celles-ci qu'à partir de quelques exemplaires recueillis en 1911. Mais il convient de noter que l'identité de ces exemplaires avec le type ne peut-être rigoureusement établie puisque aucun d'eux n'a été observé en place sur les *Oikopleura*. C'est cependant, d'après eux que je décrirai la marche de la sporogénèse et la forme des dinospores, car l'une et l'autre sont conformes à ce qu'à fait connaître Pouchet.

Localisation. Mode de fixation. Structure. Pigmentation et croissance. — Tous les individus que j'ai observés sur les *Oikopleura* étaient localisés sur la queue ; ils y adhéraient par un pédoncule robuste et court, parfois tordu, d'apparence mucilagineuse, incolore, s'étalant sur le tégument et formant bourrelet à sa périphérie. Ce pédoncule est recouvert par la cuticule générale du corps laquelle est anhyste et translucide.

Il ne m'a pas paru pénétrer le tégument de l'hôte. Mais je dois dire

qu'à l'époque où ces observations ont été faites, mon attention n'avait pas été spécialement attirée sur ce point que je considère actuellement comme l'un des plus importants qui soient à préciser pour élucider la biologie et le mode de parasitisme des *Oodinium*, et pour expliquer les variations que l'on constate d'une forme à l'autre dans la marche des segmentations sporogénétiques.

Les jeunes individus sont translucides et incolores. Leur cytoplasme est finement granuleux. Le pigment qui s'y accumule au fur et à mesure de la croissance lui donne une couleur d'un bel ocre. Je n'ai pas, faute de matériel, essayé de le caractériser par ses propriétés physiques, mais je suis certain que ce n'est point un pigment assimilateur, mais un lipochrome.

A partir d'un certain degré de développement des individus, la charge de ceux-ci en pigment est telle qu'ils en sont devenus opaques. Il est alors très difficile de se rendre compte de la distribution du pigment dans le cytoplasme. On a l'impression qu'il s'y trouve à l'état diffus comme c'est le cas chez beaucoup de Péridiniens libres et surtout chez les Gymnodiniens. Mais en examinant les individus de plus en plus petits qui proviennent des segmentations sporogénétiques, ou les dinospores ellesmêmes, on voit qu'il est bien à l'état figuré. Il se présente sous forme de petits globules réfringents, entièrement et vivement colorés en jaune orangé. Et là surtout on a l'impression qu'il ne s'agit pas de chromoplastes imprégnés de pigment, mais de liposomes colorés comme on en connaît chez beaucoup de Péridiniens libres.

Libération. Mues. Bipartition. Division longitudinale. — Au terme de leur croissance, les parasites qui peuvent mesurer jusqu'à 170 μ de long sur 100 μ de large, se détachent des Appendiculaires et commencent à se diviser. Mais dans le produit d'une pêche on trouve des *Oodinium* ainsi détachés, de toute taille, qui sont tous capables de se segmenter. Je crois que les chocs qu'ils subissent dans le filet pélagique et durant les manipulations de la pêche suffisent à séparer de leur support des individus qui n'ont pas encore atteint leur complet développement.

La cuticule de protection est rejetée dès la première division et la cicatrice pédonculaire disparaît du même fait. Aux stades suivants, les parasites sont donc régulièrement ovoïdes, et plus rien ne révèle leur condition sessile originelle.

J'ai vu les premières divisions s'effectuer toujours suivant un plan parallèle au grand axe du corps et du noyau, c'est-à-dire longitudinal.

A cause de l'opacité du corps à ce stade les phénomènes nucléaires n'apparaissent pas sur le vivant. On voit simplement qu'à un moment donné la tache claire qui représente le noyau au centre du corps est dédoublée. Durant chaque phase de repos le corps se recouvre d'une fine pellicule qui est muée à la division suivante. Dans les conditions de parfaite tranquillité du liquide où l'on observe ces segmentations, les coques successives ainsi dépouillées restent emboîtées. On peut s'assurer, à les voir, qu'il n'y



FIG. IV. *Oodinium Poucheti* détachés des *Oikopleura*, et libres dans la mer. La plupart des formes n'ont pas mué et montrent la cicatricule pédonculaire. D'autres ont mué et sont en division. (×230).

a pas croissance des individus entre deux divisions successives, au moins dans les conditions, certainement défavorables, de l'observation. Les *Oodinium* diminuent de taille en raison inverse de leur multiplication.

A mesure que la taille des individus se réduit, la structure intime, particulièrement celle du noyau apparaît de plus en plus nette, ce qui tient d'abord à la moins grande épaisseur du corps, et probablement aussi à ce qu'une partie des inclusions qui opacifiaient le cytoplasme est digérée pour être utilisée dans le travail des segmentations.

C'est alors qu'on distingue nettement, comme je le disais plus haut, les liposomes pigmentaires et à côté d'eux des inclusions réfringentes

incolores, mais peu nombreuses que je n'ai pas non plus caractérisées, mais qui correspondent vraisemblablement aux grains amylacés que Bargoni (1894) a observés chez l'*Oodinium* des Salpes. (Voir p. 44).

Caryodiérèse mitotique. — Et l'on peut ainsi sur le vivant suivre sans peine le processus de la caryodiérèse. Il est à remarquer d'abord que durant les segmentations sporogénétiques, l'activité nucléaire est telle que le noyau ne passe entre chaque division par aucune phase de repos, de sorte que les deux cellules filles ne sont pas encore séparées lorsque le noyau dans chacune d'elles s'est déjà dédoublé. Tous ces éléments sont donc binucléés et c'est là une règle générale pour tous les Péridiniens parasites. Nous verrons même que chez tous ceux que nous étudierons plus loin, cet état binucléé se conserve pendant les périodes de repos (trophocyte des *Blastodinium*). Chez les *Haplozoon*, il peut même passer à un état quadrinucléé temporaire.

Il y a au surplus une grande analogie de structure entre les noyaux de tous ces organismes et ceux des Péridiniens libres. Mais pour bien comprendre les images que l'on observe chez les *Oodinium* en segmentation, il faut se représenter que ce sont toujours à des noyaux en division, jamais au repos complet, que l'on a affaire. Une scission succède à l'autre sans qu'il y ait eu reconstitution intégrale du noyau de la cellule mère. Le stade le plus avancé de cette reconstitution, qui est aussi le plus prolongé et par conséquent celui que l'on observe presque toujours, correspond à ce que dans la mitose classique on appelle souvent le stade *diaster* (début de la métaphase) c'est-à-dire celui où les deux plaques équatoriales filles sont nettement séparées et en voie de migration vers les pôles. Voici ce qu'on observe (fig. v) : dans un parasite ellipsoïdal on voit de part et d'autre d'une zone cytoplasmique équatoriale, de même structure que le cytoplasme pariétal, deux espaces clairs sans inclusions ni pigment qui ne sont pas entièrement occupés par les noyaux. Chacun de ceux-ci est constitué par une plaque formée de chromosomes rangés parallèlement sur une seule assise, au contact même de la zone cytoplasmique équatoriale. Du côté des pôles, ces chromosomes sont en rapport avec des fibres achromatiques qui convergent toutes vers un point qui marque l'emplacement du centre de division, invisible lui-même.

La figure 6 représente un stade un peu plus avancé où l'on voit les chromosomes qui ne sont plus aussi régulièrement agencés en plaque se rapprocher des centres suivant les fibres du fuseau. Dans une mitose ordinaire ce stade conduirait à la reconstitution des noyaux fils. Chez les

Oodinium, le phénomène s'arrête là, et tout de suite une nouvelle division commence, dans un sens perpendiculaire à la première. Vers la fin de la sporogénèse, les divisions ne se font donc plus dans un sens toujours longitudinal. Elles s'effectuent, au contraire, normalement les unes aux autres. Je ne sais pas à partir de quel degré de la segmentation ces scissions perpendiculaires les unes aux autres commencent à se produire.

Tandis que la cellule mère s'étrangle dans sa région équatoriale, on voit dans chacun des noyaux les chromosomes se ranger, perpendiculairement à leur direction primitive, en une plaque serrée de part et d'autre de laquelle se voient les fuseaux achromatiques. Cette plaque de chromosomes se dédouble à son tour, et le cytoplasme pariétal s'insinue aussitôt, avec les inclusions qu'il contient, entre ses deux moitiés. C'est alors le stade dont nous sommes partis. Quelquefois, la scission de la cellule mère n'est pas encore achevée que déjà ses deux noyaux sont en voie de dédoublement. La durée d'une de ces divisions n'excède pas une demi-heure. Dans notre chapitre général nous comparons cette mitose à celle très semblable des Péridiniens libres, particulièrement à celle des *Peridinium* avec laquelle elle offre les plus grandes analogies.

Pour l'instant notons seulement que dans le cas présent, comme dans tant d'autres déjà, l'observation attentive des phénomènes a révélé qu'il fallait substituer la notion de mitose à celle de division directe, notion à laquelle en était resté Bargoni en ce qui concerne l'*Oodinium* des Salpes. Quant à celui des Oikopleures, Pouchet ne s'était pas prononcé sur le mode de sa caryodiérèse.

Différentiation et structure des flagellispores (dinospores). — Sur une trentaine d'individus que j'ai mis en observation, dans des salières couvertes contenant de l'eau de mer très pure, deux seulement ont évolué jusqu'à la différenciation des dinospores. Encore quelques-unes seulement des cellules provenant des segmentations répétées avaient-elles abouti à ce stade ultime. Les autres restées à un stade assez avancé de la multiplication se sont altérées. Pouchet a eu d'ailleurs les mêmes difficultés à observer ses petits Gymnodiniens et les auteurs venus après lui ne les ont point revus. Bargoni (1894), Brooks et Kellner (1908), Dogiel (1910).

Comme Pouchet l'a lui-même noté, c'est 24 heures après la mise en observation d'individus récemment détachés, porteurs de leur première cuticule avec la cicatrice pédonculaire, que la sporogénèse est achevée.

Les dinospores ont la forme de petits champignons, à pied bul-

beux. Le chapeau correspond à la moitié antérieure du Péridinien. Dans le sillon, très profond, qui est sous le chapeau, on voit, en y regardant à un très fort grossissement, le flagelle ondulant transversal, et le long du pied, le dépassant postérieurement, mais non contenu dans un sillon marqué, le flagelle axial. Dans le cytoplasme, antérieurement et surtout postérieurement, mais très raréfiées, les inclusions que nous connaissons déjà (fig. 7, pl. I).

Au centre du corps, et occupant près de la moitié de son volume, le noyau unique, sphérique, incolore, formé de microsomes alignés en files. Plus de traces du centre de division, même au point d'insertion des flagelles.

Ces dinospores se meuvent comme les autres Péridiniens en tournant sur elles-mêmes autour de leur axe longitudinal. Il est d'ailleurs impossible d'analyser ce mouvement dans ses détails, car aussitôt que l'on recouvre d'une lamelle la goutte qui les contient, pour user d'un objectif fort — cela sans les comprimer — on les voit s'arrêter, se gonfler et en moins d'un quart d'heure prendre la forme d'une sphère limitée par une fine pellicule et creusée d'une grosse vacuole, dans laquelle s'agitent des granules animés d'un intense mouvement brownien.

Je n'ai pas observé chez ces dinospores de figures de division, ni de figures qui puissent être interprétées comme des copulations.

Conclusions. Homologies avec les Péridiniens libres. — Voici les conclusions principales que l'on peut tirer de cette étude encore très fragmentaire d'*Oodinium Poucheti*.

1° La confirmation qu'il s'agit bien là d'un Péridinien ;

2° Les corps jaunes ellipsoïdaux que l'on trouve libres dans la mer, en même temps que ceux fixés sur les *Oikopleura* sont bien des individus détachés de ces Appendiculaires ;

3° La certitude qu'*Oodinium Poucheti* effectue sa croissance sur les Appendiculaires puisqu'il y passe d'une taille de 20 à 30 μ à une taille de 170 μ avec des modifications de forme et de structure. Ce n'est pas là à vrai dire une preuve indiscutable qu'il vive au dépens de l'hôte, qu'il soit comme le veut Pouchet un vrai parasite ; mais c'est une preuve qu'il ne représente pas sous sa forme fixée un état de repos, une forme latente d'un Péridinien libre, comme l'avance Bütschli (1887) et le répète Lemmermann (1894), mais bien un état de végétation active qui correspond exactement à ce tronçon du cycle que chez les Sporozoaires on nomme le trophozoïte. Nous en trouverons l'équivalent chez les autres Péridi-

niens parasites dans la cellule initiale des *Apodinium,* des *Blastodinium* et des *Haplozoon.*

Chez ceux des Péridiniens libres dont la phase d'accroissement ne se confond pas totalement avec la phase de reproduction (genre *Peridinium,* par exemple), c'est dans la forme cuirassée que l'on doit voir l'homologue de la forme fixée des *Oodinium.* Et chez ces mêmes Péridiniens, ce sont les éléments nus, gymnodiniformes, qui se différencient sous la cuirasse après une ou deux segmentations du contenu, que l'on doit regarder comme équivalent aux dinospores des *Oodinium.*

Oodinium fritillariae Chatton 1912

Fig. 9-16, pl. I.

Oodinium fritillariae Chatton (1912, p. 87, fig. 2).

Type de l'espèce parasite sur le tégument (région stomacale) de *Fritillaria pellucida* Busch, à Villefranche-sur-Mer. Hiver. (Fig. 9-16, pl. I.)

Hote. Localisation. — Parmi les nombreuses *Fritillaria pellucida*

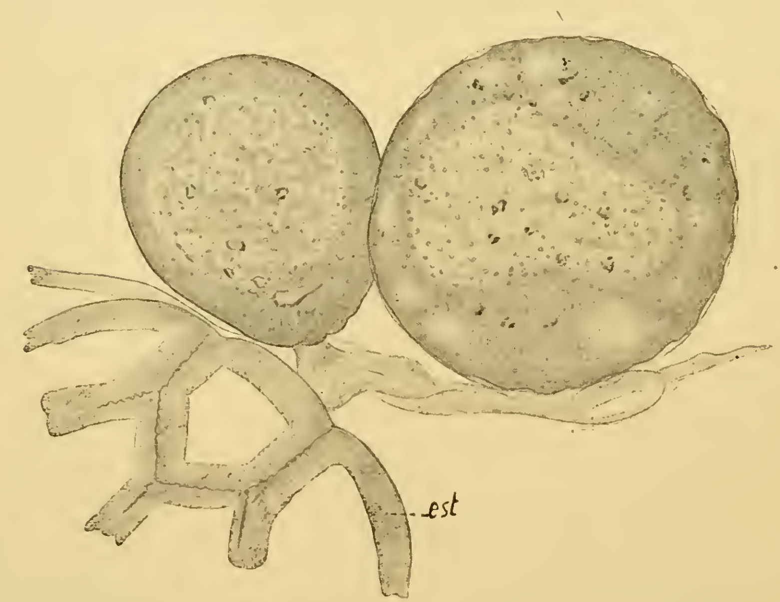


Fig. v. *Oodinium fritillariae* sur *Fritillaria pellucida.* Deux individus fixés au niveau de l'estomac (*est.*) (× 5 0).

Busch (= *F. furcata* Fol) que j'ai examinées au cours de mes recherches, en quête d'*Apodinium* et de *Nersheimeria* (= *Lohmanella* Neresheimer), je n'en ai vu qu'une vingtaine porteuses d'*Oodinium*, dont cinq en mars

1910 à la Station zoologique russe de Villefranche et les autres au Laboratoire Arago du 27 au 29 octobre 1912. Je n'en ai pas vu sur les très rares *Fritillaria formica* et *Fritillaria megachile* qui se sont trouvées dans mes bocaux de pêche.

La plupart des Fritillaires parasitées ne portaient qu'un seul *Oodinium* ; trois seulement en présentaient deux. Elles ne les portaient d'ailleurs pas, en général, sur leur queue, comme font les Oikopleures. A l'exception de deux individus, tous se trouvaient fixés sur le corps. Et là même leur localisation n'est pas quelconque. C'est au niveau des poches stomacales et intestinales, et plus particulièrement à l'endroit ou la poche intestinale postérieure est sous-jacente au tégument, sur la marge droite du corps, un peu au-dessus de l'anus, qu'est le lieu de prédilection des parasites (fig. 9 et v). En dehors de cette région, je n'ai observé qu'un seul *Oodinium* qui était implanté sur la lèvre supérieure.

I. Stades jeunes.

Forme. Structure. — L'individu le plus petit que j'aie pu rencontrer est figuré en 10. Il était piriforme et complètement incolore, comme les jeunes *O. Poucheti*. Il mesurait 15 μ de long sur 10 μ de plus grand diamètre.

Le cytoplasme était homogène et réfringent et ne renfermait que de rares grains brillants et quelques concrétions. Dans la partie distale renflée du corps se voyait un gros noyau sphérique de 7 μ de diamètre, clair, dont la masse, non entourée d'une membrane individualisée, était entièrement constituée de fins éléments sphérulaires également calibrés, et plus ou moins nettement alignés en files. C'est là l'aspect caractéristique du noyau au repos des Péridiniens et que nous retrouverons chez tous nos parasites.

Le corps était complètement enveloppé dans une fine pellicule lisse et translucide qui en était légèrement décollée au pôle proximal.

Rhizoides de fixation et disque adhésif. — L'appareil de fixation consistait en un tronc très court pénétrant le tégument de l'Appendiculaire et s'épanouissant brusquement sous celui-ci, en une infinité de très fins filaments divergents, peu ramifiés. La plupart de ces rhizoïdes atteignaient la poche intestinale sur laquelle ils s'étalaient sans paraître y pénétrer. On avait d'ailleurs l'impression que, prenant appui sur elle, ils avaient entraîné le parasite en déprimant fortement le tégument qui se trouvait presque être à son contact.

Au bout d'une heure environ les rhizoïdes s'étaient notablement rétractés. Ils se comportent donc comme des pseudopodes. Nous verrons cependant en étudiant les individus adultes qu'ils ne leur sont pas tout à fait assimilables, et qu'ils présentent un degré de complexité un peu plus élevé.

Toujours est-il qu'à ce stade le parasite rappelle à s'y méprendre, avec sa coque, son gros noyau et ses rhizoïdes filamenteux quelque gromidé qui aurait poussé ses pseudopodes dans le corps de la Fritillaire. Et l'on conçoit fort bien que les naturalistes (Bargoni, Brooks et Kellner) qui ont vu ces formes sans en connaître les germes, se soient arrêtés à cette interprétation.

Mais chez *O. fritillariae* ce stade à rhizoïdes étalés n'est qu'éphémère, à l'encontre de ce qui se passe chez l'*Oodinium* des Salpes où, d'après Bargoni (1894), et aussi d'après Caullery (documents communiqués), il persiste pendant toute la croissance. Le très jeune individu que j'ai décrit était le seul en effet qui présentât cette structure de l'appareil de fixation.

Le parasite que représente la fig. 11, et qui mesurait 95 μ, était attaché à l'Appendiculaire, non plus par un système pénétrant, mais par un large disque hyalin, étalé sur le tégument. Il en était de même chez tous les autres individus observés (fig. V).

Il semble à première vue qu'il n'y ait rien de commun entre l'arborisation de rhizoïdes du tout jeune parasite et le large pavillon des autres *Oodinium*. Et l'on peut être tenté de se demander si le premier était bien de même espèce que les seconds. Je crois que sa situation au niveau de la poche intestinale, exactement là où les autres se rencontrent le plus souvent, est déjà une forte présomption en faveur de leur identité. D'ailleurs, nous verrons plus loin, en étudiant sur coupes la structure de l'appareil de fixation chez les gros individus, qu'il ne diffère par rien de fondamental de celui des petits, et qu'il est facile de concevoir le mécanisme de la transformation de celui-ci en celui-là.

Etudions maintenant les individus les plus développés sans nous arrêter à décrire le stade intermédiaire que représente la fig. 12.

II. Stades « adultes ».

Forme. Coloration. Structure du cytoplasme. — La forme varie de celle d'un ellipsoïde peu allongé, mesurant 130 μ de long sur 80 μ de diamètre, à celle d'une sphère parfaite de 80 μ à 115 μ de diamètre.

Huit des onze individus observés étaient sphériques. Les autres n'avaient nullement le pôle de fixation atténué, c'est-à-dire le galbe piriforme d'*O. Poucheti*. Ils n'en avaient pas non plus la forte pigmentation ocracée, et par conséquent l'opacité que présente également *O. amylaceum*. Cinq d'entre eux étaient complètement incolores et en fait d'inclusion ne contenaient que des concrétions peu nombreuses, volumineuses et irrégulières de forme. Pas de grains amylacés, et partant un cytoplasme très translucide laissant voir avec la plus grande netteté le contour du noyau, les tronçons du spirème, et les vacuoles du cytoplasme. Les autres individus ne présentaient qu'une légère teinte jaunâtre qui paraissait due à un pigment diffus. Comme inclusions quelques globes réfringents formant amas plus ou moins dense en certains points du corps. Chez certains individus, ils étaient régulièrement répartis dans la couche cytoplasmique sous-jacente à la cuticule.

Il y a toujours dans le cytoplasme des vacuoles. Quand il y en a peu, elles sont généralement au pôle proximal, au voisinage du pédoncule. Aucune d'elles ne m'a semblé constante, aucune d'elles ne m'a montré de pulsations rythmiques comme celles que Dogiel (**1909**) a observées chez son *Oodinium* des Alciopes.

Ces vacuoles peuvent prendre chez certains individus, et particulièrement, m'a-t-il semblé, chez ceux qui sont fixés en dehors de la région intestinale, un tel développement que le noyau est presque complètement séparé par elles de la paroi du corps, et ne lui est plus rattaché que par de minces lames cytoplasmiques. Ces individus présentaient en même temps une surface cabossée, et un défaut presque complet de pigmentation, tous caractères qui semblent témoigner de conditions d'existence précaires.

Sur les coupes colorées à l'hématoxyline au fer, le cytoplasme apparaît comme une masse homogène semée d'une infinité de granules très sidérophiles, et qui chez l'individu représenté en 15 était assez régulièrement creusée de vacuoles.

Noyau. — La partie distale du parasite est occupée par un noyau très volumineux de forme générale sphérique, mais dont le pôle proximal m'a paru constamment déprimé, même légèrement invaginé (fig. 15). Il mesure jusqu'à 75 μ.

Bien que ce noyau soit très nettement délimité par une couche cytoplasmique légèrement condensée, il ne possède point de membrane individualisée ; rien de semblable à la coque que figurent Bargoni (**1894**) chez l'*Oodinium* des Salpes, et Dogiel (**1910**) chez celui des Alciopes. A son

intérieur on distingue assez bien un peloton qui le remplit tout entier.

Le suc nucléaire est représenté sur les coupes par un coagulum homogène, incolore ou à peine teinté de gris, parcouru en tous sens par des filaments qui sont les tronçons d'un cordon pelotonné, d'un véritable spirème. Ce cordon est manifestement formé, à ce stade d'un fil axial peu colorable sur lequel sont alignés des microsomes chromatiques. (Fig. 15). Je n'ai vu ni nucléole, ni appareil kinétique. Dans l'individu que représente la fig. 16 ce cordon se présentait plutôt comme un boyau.

Structure du pédoncule et du disque. — L'intérêt qui s'attache à l'*Oodinium* de *Fritillaria pellucida* réside surtout dans la structure de son appareil de fixation.

C'est bien comme l'a vu superficiellement Pouchet (1885 *a*), chez *O. Poucheti*, « un pédicule qui s'étale en forme de disque sur le tégument de l'Appendiculaire ». Mais souvent le pédoncule lui-même n'est perceptible que par sa silhouette car il est complètement engaîné par un bourrelet que fait le corps tout autour de lui, de sorte que celui-ci paraît sessile. Mais le disque qui peut mesurer jusqu'à 60 μ de diamètre, est toujours bien visible. Chez un certain nombre d'individus, le pédoncule lui-même se dresse bien dégagé. L'un et l'autre sont formés par une substance hyaline, tout à fait homogène, beaucoup plus réfringente que l'eau. Ils paraissent revêtus de la cuticule même du corps, mais la gaîne qu'elle leur constitue ne s'en décolle jamais. Le pédoncule montre toujours à sa base quelques gros plis, grâce auxquels il jouit malgré son épaisseur d'une grande souplesse qui permet au parasite d'osciller en tous sens autour de son point de fixation. La marge du disque montre elle-même souvent de fins plis concentriques.

Examinés à un très fort grossissement, le disque et le pédoncule apparaissent très finement striés, l'un selon son axe, l'autre perpendiculairement à son bord et à sa base. Mais pour se faire une idée exacte de leur structure, il faut l'examiner sur coupes.

Le pédoncule est formé, comme l'ont vu Bargoni (1894) et Dogiel (1910), par un faisceau dense d'innombrables et fines fibrilles, très peu colorables qui, d'une extrémité, s'épanouissent en gerbe sous le noyau, venant presque à son contact, et se terminent dans le cytoplasme, et de l'autre rayonnent dans toute l'étendue du disque, où elles prennent fin chacune, au contact de la cuticule de l'hôte par un bâtonnet sidérophile.

Les bâtonnets du centre du disque sont, comme les fibres elles-mêmes du centre du pédoncule, normales à la surface d'insertion ; ceux de la périphérie sont d'autant plus inclinés vers le centre qu'ils en sont plus éloignés.

L'ensemble de ces bâtonnets forme une sorte de revêtement en brosse au tégument très mince et d'ailleurs anhyste de la Fritillaire[1].

Entre ces deux gerbes de fibres le pédoncule présente une région moyenne renflée en une sorte de bulbe contenu dans la cavité proximale du corps comme un condyle est contenu dans sa cavité cotyloïde.

Il n'y a pas pénétration des fibrilles dans la cavité du corps de l'Appendiculaire comme nous l'avons constaté au stade jeune et comme BARGONI (1894), puis CAULLERY (documents communiqués) et DOGIEL (1910) l'ont observé aux stades les plus développés, chez l'*Oodinium* des Salpes et celui des Alciopes. Nous consacrerons un paragraphe spécial à la comparaison de ces formations.

CONJECTURES SUR LE CYCLE ÉVOLUTIF. — Manquant de matériel, je n'ai rien pu voir de l'évolution de cet *Oodinium*, pas même le sens des scissions du corps lors des premières bipartitions, ce qui eût été particulièrement intéressant à cause des divergences existant sur ce point entre les observations de POUCHET et les miennes d'une part sur *O. Poucheti* (division longitudinale), et celles de BARGONI d'autre part sur *O. amylaceum* (division transversale).

Je n'ai jamais rencontré aucune forme à l'état libre que j'aie pu rapporter à *O. fritillariae.* D'ailleurs les parasites, qui cependant semblaient tous avoir atteint leur complet développement, étaient peu caducs.

L'un d'eux seul s'est détaché spontanément par une constriction de plus en plus profonde du pédoncule au niveau où celui-ci s'épanouit dans le cytoplasme. La figure 14 représente cette constriction achevée. Le pédoncule est réduit à une sorte de tête qui après la chute du corps forme avec le disque, qui reste adhérent à l'hôte, un appareil en forme de bouton de sonnette. J'ai trouvé sur deux Fritillaires de ces vestiges d'*Oodinium.*

Il n'est donc pas douteux que l'évolution d'*O. fritillariae* ne soit conforme dans ses grandes lignes à celle d'*O. Poucheti* : parasitisme et croissance sur l'hôte sans multiplication, libération, puis sporogénèse.

Oodinium amylaceum BARGONI 1894

Salpicola amylacea BARGONI (1894, p. 43-63, pl. III et IV).

Parasite sur la branchie des Salpes. Messine. Naples.

Je ne fais ici que résumer brièvement les observations de BARGONI, dans ce qu'elles ont d'essentiel à notre point de vue, en leur ajoutant celles

(1) Voir p. 62 ce que l'on sait sur la structure du tégument chez *Fritillaria pellucida* BUSCH.

que M. Caullery a faites à Naples en mars 1906 et qu'il m'a très aimablement communiquées.

Hote. Localisation. — Aux mois de mars et d'avril 1893, Bargoni a observé qu'à certains jours les Salpes (*S. mucronata* et *S. democratica*)



Fig. vi. *im.* Bargoni (1894). *Oodinium amylaceum* (Bargoni). Individu subadulte.

que le courant amenait dans le port de Messine se présentaient comme piquetées de jaune, et il reconnut qu'elles devaient cet aspect singulier à la présence dans leur cavité branchiale de corps jaunes piriformes adhérents à la paroi par leur pôle aminci. Très caducs, ces corps se rencontraient aussi au fond des bocaux de pêche, détachés des Salpes.

Forme. Structure. — Les plus petits (dimensions ?) étaient d'un jaune pâle, les plus gros d'un jaune brun opaque et de texture granuleuse. Leur cytoplasme renfermait un très grand nombre des grains auxquels

l'auteur a reconnu les caractères de l'amidon. Dans tous, un gros noyau vésiculeux ellipsoïdal. Ce noyau est formé d'une masse uniformément granuleuse entourée d'une membrane bien individualisée. Après fixation, il est presque toujours contenu au centre d'une vacuole due à une contraction artificielle. Le corps est entouré d'une pellicule hyaline que l'auteur a vu se colorer en bleu par l'action successive de l'acide sulfurique et de l'eau iodée.

Tout cela en somme très semblable à ce que nous connaissons des *Oodinium* des Appendiculaires.

Rhizoïdes de fixation. — Ce qui paraît propre au parasite des Salpes c'est le développement considérable de l'appareil de fixation. Vu sur l'animal vivant, c'est aussi un tronc court et robuste, hyalin, mais dont on distingue mal les rapports avec l'hôte. Etudié sur coupes, ce tronc apparaît comme formé d'un faisceau dense de fibrilles, qui prend naissance au voisinage du noyau tout comme chez *Oodinium fritillariae*, mais qui s'épanouit dans les tissus de la Salpe en une riche arborisation de rhizoïdes, dont les plus longs atteignent la double longueur du grand axe du parasite. Chez les jeunes individus, les rhizoïdes sont moins nombreux, mais tout aussi longs. Il est à noter qu'ils sont, dit l'auteur, invisibles à l'état vivant. Ils sont formés de fines fibrilles qui prolongent directement celles du tronc pédonculaire. Celui-ci contient donc théoriquement autant de fibrilles qu'il y en a dans l'ensemble des rhizoïdes.

A l'endroit où le pédicule pénètre dans le corps, la surface de celui-ci, recouverte de sa cuticule, s'invagine le long du tronc sur une certaine partie de sa longueur, comme chez l'*Oodinium* des Fritillaires.

Sporogénèse (Scission transversale). — La reproduction rappelle exactement ce que nous connaissons chez *Oodinium pulvisculus* et *O. fritillariae*. Le parasite se libère en rétractant ses rhizoïdes qui se comportent comme des pseudopodes. Il s'encapsule complètement de sorte que toute trace de cicatrice pédiculaire s'efface, de même, semble-t-il, que toute trace du faisceau fibrillaire interne.

Bargoni dit explicitement que les divisions sont transversales, et c'est ainsi qu'il les figure. Mais il y a lieu de faire des réserves sur cette observation, car tous les individus en division représentés par l'auteur avaient déjà mué leur première coque avec la cicatrice pédonculaire, qui, seule, permet d'assigner à l'organisme détaché une orientation précise. Au moment où débute la scission, même si elle est longitudinale, le corps peut être étiré dans le sens transversal, de telle sorte qu'à n'en

juger que par la forme, on prend l'axe transversal pour l'axe longitudinal.

Le noyau se diviserait lui-même par simple étranglement et certaines images montrent une avance notable de la division nucléaire sur la divi-



Fig. vii. *im.* Bargoni (1894), *Oodinium amylaceum* (Bargoni) : *a*, individu détaché d'une salpe ; *b*, scission binaire presque achevée ; *c*, *d*, *e*, stades successifs de la division à l'état libre ; *f*, très jeune individu fixé ; *g*, *h*, coupes d'individus fixés.

sion cytoplasmique, de sorte que les éléments paraissent souvent binucléés.

Bargoni n'a vu aboutir ces divisions répétées, où les cellules filles se séparent les unes des autres, qu'à de petits éléments subsphériques, immobiles.

Péridinien ou foraminifère ? — Impressionné par la forme du corps, par son revêtement cuticulaire dont la nature cellulosique lui donne cependant à réfléchir, et surtout par les rhizoïdes ramifiés dans lesquels il voit de véritables pseudopodes, l'auteur a la conviction qu'il a affaire à un Foraminifère imperforé, monothalame, un gromidé qu'en raison de ses caractères spéciaux : nature cellulosique de la cuticule[1], mode de vie, il considère comme devant former le genre nouveau *Salpicola*.

En plus de ces deux derniers caractères, je ferai valoir contre l'annexion du parasite des Salpes aux Foraminifères les arguments suivants :

1° La taille et la structure du noyau. Celui-ci est chez tous les monothalames un noyau vésiculeux à caryosome central, plus ou moins volumineux, et à chromatine fixée sur un réseau qui encombre tout l'espace nucléaire périphérique ;

2° Les divisions successives et rapides du corps sans croissance intercalaire ;

3° La nature des rhizoïdes de fixation. Encore qu'ils soient rétractiles et que sous ce rapport ils se comportent bien comme des pseudopodes, ils s'en différencient nettement par leur structure fibrillaire et le fait qu'ils ne s'anastomosent point, comme font ceux de tous les Foraminifères.

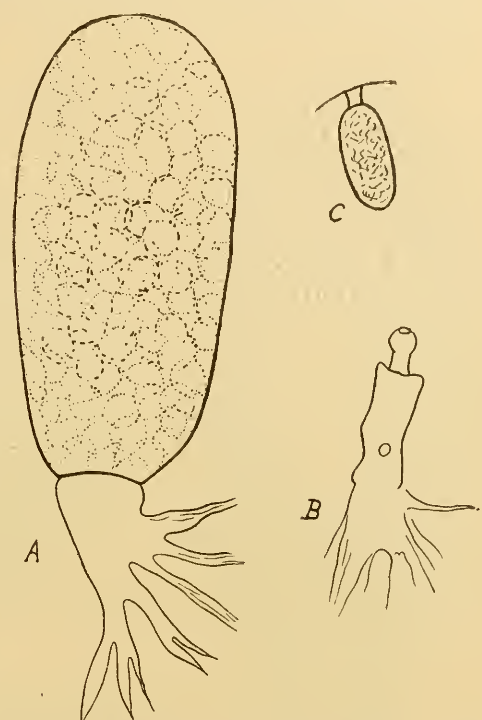


Fig. viii. *Oodinium amylaceum* sur *Salpa africana* d'après des croquis communiqués par Caullery : *a*, gros individu dont le cytoplasme contenait des granules bruns par paquets, répartis plus ou moins en réseau ; *b*, pédoncule d'un parasite après chute de celui-ci ; *c*, petit individu fixé.

L'existence de pseudopodes, fussent-ils anastomosés, ne pourrait être regardée comme caractérisant plutôt un Foraminifère qu'un Dinoflagellé. Schütt (1895) en a décrit et figuré de très développés chez les *Podolampas*.

Le parasite des Salpes rappelle au contraire par l'ensemble de sa mor-

1. Les gromidés ont une coque chitineuse.

phologie et de son évolution l'*Oodinium Poucheti* et les formes affines. C'est aussi ce qu'a reconnu Dogiel (1910).

J'ai tenté moi-même de retrouver ces parasites des Salpes. A Banyuls, ces Tuniciers sont peu communs, du moins aux périodes où je m'y trouvais. Aucun de ceux que j'ai examinés ne m'a montré d'*Oodinium*. Je n'ai pas été plus heureux à Villefranche, où à la Station zoologique russe j'ai eu à ma disposition en mars et avril 1910 un assez grand nombre de ces tuniciers.

C'est à M. Caullery, qui les a recueillis pendant un séjour à la Station de Naples, en mars 1906, que je dois les renseignements originaux suivants dont je me fais un plaisir de le remercier ici :

Les parasites ont été rencontrés dans la cavité branchiale de *Salpa africana*. Leur forme générale était ellipsoïdale, à pôles aplatis plutôt que piriformes. Ils étaient colorés en jaune plus ou moins foncé, et dans certains d'entre eux le cytoplasme était très vacuolaire. Ils étaient fixés sur l'hôte par un gros tronc fibrillaire ramifié en rhizoïdes dans les tissus. Le corps était très caduc. L'un de ces individus (fig. viii *b*) s'est, après un certain temps d'observation, détaché de son pédoncule qui est resté en place dans le tégument de la Salpe avec la forme que montre la figure. Le bouton terminal représente la partie du tronc interne au corps de l'*Oodinium*. Les parasites intacts sont d'ailleurs capables de rétracter leurs rhizoïdes à la manière de pseudopodes. M. Caullery n'a jamais vu à cet *Oodinium* de disque adhésif analogue à celui d'*O. fritillariœ*.

ESPÈCES D'IDENTITÉ INCERTAINE

Oodinium sp.

Gymnodinium pulvisculus V. Dogiel (1910, p. 433, fig. E).

parasite d'*Alciope sp.* (annélide)

Les *Oodinium* passés en revue jusqu'ici étaient parasites des Tuniciers pélagiques : Salpes et Appendiculaires. J'ai rappelé que Pouchet (1885) avait déjà observé un de ces Péridiniens sur un Siphonophore à Concarneau.

V. Dogiel (1910) rapporte qu'il en a vu à Naples sur divers animaux pélagiques qu'il a négligé de mentionner avec précision. Voici tout ce qu'il en dit : « Diese Peridinee... parasitiert an Salpen, aber auch an andern pelagischen Tieren, so Z. B. den Alciopidæ, Pteropoden u. a. m. ». Il les identifie ainsi que *Salpicola amylacea* Bargoni à *Gymnodinium*

pulvisculus Pouchet. Il semble que sa description s'applique uniquement à des parasites d'Annélides du genre *Alciope*, Annélides qu'il n'a d'ailleurs pas spécifiquement déterminées. Le matériel étant rare, c'est seulement quelques individus adultes qu'il a pu étudier, principalement sur coupes.

Le cytoplasme affecte exactement la même structure que chez le parasite des Salpes.

Le noyau ellipsoïdal, qui ne se colore que très faiblement, est cons-

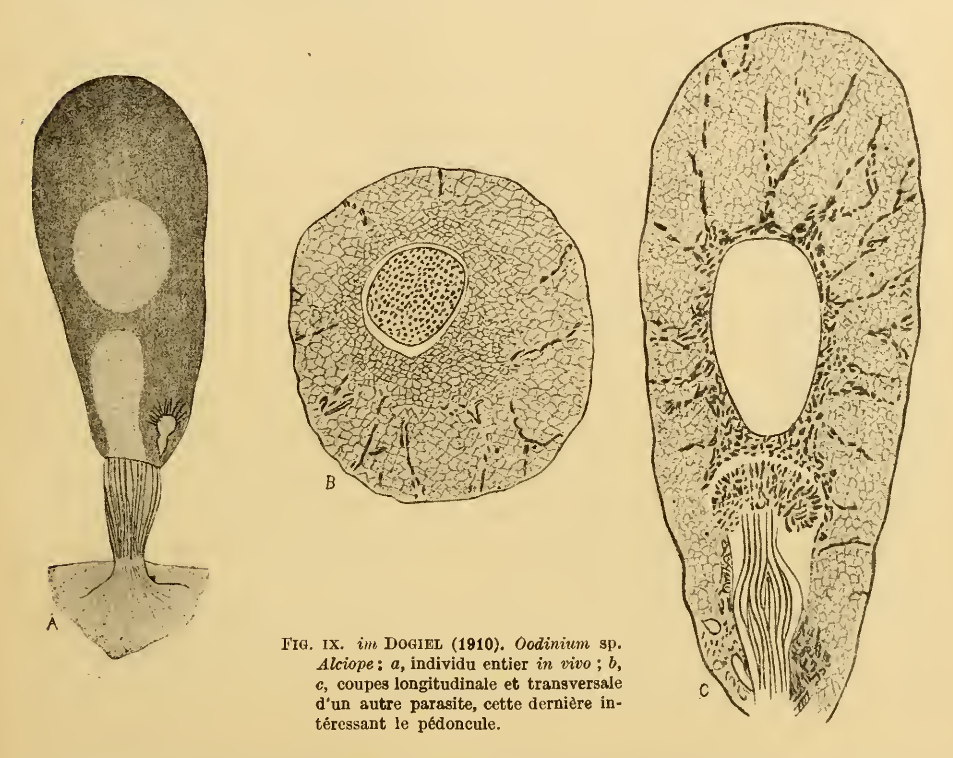


Fig. ix. *in* Dogiel (1910). *Oodinium* sp. *Alciope* ; *a*, individu entier *in vivo* ; *b*, *c*, coupes longitudinale et transversale d'un autre parasite, cette dernière intéressant le pédoncule.

titué par une masse finement granuleuse, dans laquelle sont un grand nombre de fibres plus sombres ou de bâtonnets anastomosés. La seule figure que l'auteur ait donnée du noyau coloré ne montre qu'une teinte plate uniforme.

Il aurait vu aussi une vacuole pulsatile située à la partie proximale du corps et qu'il assimile aux pusules des Péridiniens libres décrites par Schütt (1895). Il décrit un pédoncule fibrillaire analogue à celui des autres *Oodinium*, mais il ne définit pas clairement quels sont ses rapports avec le tégument de l'hôte : « Die Pseudopodien dringen nicht sofort nach ihren Austritt aus der Scheide in die Haut von *Alciope* ein, sondern bilden

zuvor gleichsam einen Stiel, vermittels dessen der Parasit an dem Körper des Wirtstieres aufgehängt ist. » La figure qu'il en donne n'est pas plus instructive que ce texte.

Oodinium sp.

de *Criseis acicula* (ptéropode) (fig. x)

J'ai observé à plusieurs reprises à Banyuls des *Criseis acicula* très fréquentes en automne dans le plankton de la baie, qui présentaient dans leur cavité palléale un corps ovoïde jaune semblable d'aspect aux parasites des appendiculaires (fig. x). Extraits par dissection, ces corps pouvaient être, en effet, reconnus pour des *Oodinium* indubitables. Ils sont toutefois plus allongés que ceux décrits jusqu'ici (170 μ de long sur 55 μ de large). Jamais ils n'ont montré de cicatricule pédonculaire. Ils ne paraissent pas fixés à l'hôte. Il y avait dans le plankton en même temps que ces *Criseis* porteuses d'*Oodinium* des parasites libres, mais aucun animal porteur de formes fixées. Il me semble donc qu'on peut jusqu'à plus ample informé considérer ces *Oodinium* comme des parasites des *Criseis*, qui se nourriraient par osmose, et non par absorption radiculaire, des sécrétions de l'épithélium palléal. Rappelons que Dogiel (**1910**) a signalé un *Oodinium* adhérent au tégument d'un dtéropode indéterminé. (Voir ci-dessus.)



Fig. x. *Oodinium* sp. extrait de la cavité palléale de *Criseis acicula*. (× 400).

Oodinium appendiculariae Brooks et Kellner 1908

Oikopleura sp. Kellner (1907, p. 653, fig. 1, 2, 8 (embryons).
Oikopleura tortugensis Brooks et Kellner (1908, p. 90 et 93, fig. 6, 12-25 (embryons).
Gromia appendiculariae Brooks et Kellner (1908, p. 93).

parasite sur la queue d'*Oikopleura tortugensis* Brooks et Kellner, Iles Tortugues, Floride.

Tunicier, foraminifère ou péridinien ? — C'est une histoire bien troublante que celle de ce parasite. En **1907**, paraissait dans le *Zoologischer Anzeiger* une note de Karl Kellner qui, en quelques lignes et trois croquis, décrivait d'étranges organismes de forme ovoïde fixés par

un pédoncule sur la queue d'une Oikopleure des parages de la Floride.

Que l'auteur ait vu dans ces formations des parasites plutôt que des cellules glandulaires, cela nous paraît raisonnable. Mais pour qu'il en fît des œufs et des embryons d'*Oikopleura*, de sérieuses raisons devaient lui

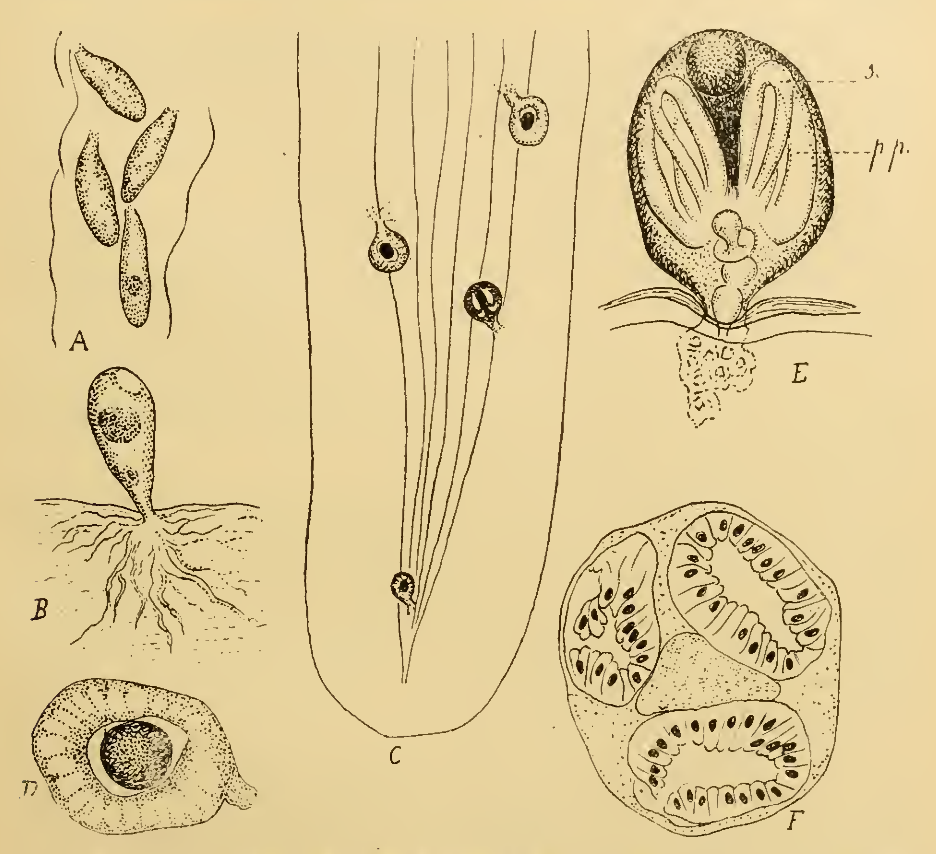


FIG. XI. *im.* BROOKS et KELLNER (1908). *Oodinium appendiculariae* (BROOKS et KELLNER). A, Gregarine like parasites in the house. B, Rhizopod *Gromia* rooted to the tail of *Oikopleura*. C, Part of the tail × 13 (?) schowing eggs and embryos rooted as parasits upon it. D, Egg within its follicle attached to the tail. E, Ventral view of embryo × 300. *p. p.*, poches pharyngiennes ; *s.*, spiracula, remarquer le condyle pédonculaire. F, Coupe transversale d'un semblable « embryon ».

sembler nécessaires, d'autant plus nécessaires qu'à la larve d'aucun Tunicier l'on ne connaissait jusqu'alors semblable habitus et semblable habitat. Voici d'ailleurs toute la description : « Bei genauerer Untersuchung in dem Laboratorium der Johns Hopkins Universität unter der Leitung von Professor W. K. BROOKS, stellte es sich heraus, dasz diese Körperchen, welche irrtümlich als Drüsenzellen bekannt waren, Tunicaten in eiförmigen und embryonalen Zustande sind. Da die Eier jedoch kleiner

sind als diejenigen aller andrer bis jetzt bekannten Arten von Tunicaten, so sind es wahrscheinlich die Eier und Embryonen von einer *Oikopleura*. Aus Mangel an Material und wegen des nicht gut konservierten Zustanden der Objekte kann leider nur weniger über die Entwicklungstufen berichtet werden.

« Die Tiere befinden sich in parasitenartigen Zustande und sind in dem Ruderschwanz des alten Tieres eingewurzelt, aus welchem sie Nahrung zu ihrer Weiterenentwicklung beziehen.

« In der Abbildung 1 sehen wir den Rudesrchwanz mit *a* zwei Eiern und *b* einen in Entwicklung befindenden Embryos.

« In der ventralen Ansicht sehen wir in *a* die beiden später nach auszen mündenden Kiemenöffnungen und in *b* die Verbindung mit dem branchialen Pharynx. Der Mund befindet sich auf der dorsalen Seite nahe der Basis der sogenannten Wurzel und ist nicht sichtbar, jedoch zeigt ein Querschnitt durch diesen Teil des Embryos eine Verbindung der Pharyngalraüme, und eine sich scheinbar nach auszen bildende Öffnung. *c* bildet den Magen ? und *d* die Chorda ?[1] »

En lisant KELLNER, il y a cinq ans, j'avais été frappé de la ressemblance des corps fixés sur la queue de l'Appendiculaire avec le parasite de POUCHET. Mais bien qu'aux dires de l'auteur lui-même, le matériel fut mal conservé, j'avais été impressionné par les croquis représentant l'ébauche des organes, et quelque peu aussi par l'autorité du professeur BROOKS dont KELLNER se couvrait. Je fis néanmoins une fiche pour ne pas perdre la trace de cette découverte.

En 1910, j'appris l'existence d'un mémoire de BROOKS et KELLNER, paru en **1908**, et dont le titre à lui seul paraissait significatif : « On *Oikopleura tortugensis*, a new appendicularian from the Tortugas, Florida, with notes on its embryology. [With a note on a species of *Gromia* (G. *appendiculariae*)].

L'auteur et son maître reconnaissaient leur erreur. C'était, il est vrai, pour retomber dans celle de BARGONI, mais nous savions ce qu'il en fallait penser ; l'essentiel était d'être assuré que c'était à un Protozoaire et non à un Tunicier que l'on avait affaire.

Provisoirement satisfait, je ne pris connaissance du mémoire de BROOKS et KELLNER qu'en 1911. Quelle ne fut pas ma surprise, lorsque je vis que du parasite de KELLNER, les auteurs faisaient deux organismes ;

1. J'ai jugé inutile de reproduire les figures de KELLNER, celles de BROOKS et KELLNER (fig. XI) étant plus complètes.

l'un était la prétendue Gromie, l'autre restait la larve d'une *Oikopleura*, de celle-là même qui la portait.

Comment ce miraculeux dédoublement s'était-il accompli ?

BROOKS et KELLNER distinguent, à part l'oikopleure qui les porte, trois organismes différents :

1° Des corps grégariniformes (XI A) abondants dans toutes les coques.

Il semble, à examiner les figures, que ces corps soient fixés à la coque par leur pôle atténué. Ils rappellent beaucoup l'image donnée par POUCHET d'un tout jeune *Oodinium* (fig. I *B*). Si ce sont bien des *Oodinium* — et ce serait la première fois qu'on les observerait sur la coque et non sur le corps même des appendiculaires — on peut les considérer comme des individus égarés et incapables faute d'un substratum suffisamment nutritif de croissance ultérieure.

2° Une « gromie » (XI B) en laquelle nous reconnaissons sans hésitation un *Oodinium* à rhizoïdes étalés, tout à fait comparable aux jeunes *O. fritillariae* (fig. 10). Ni mensuration, ni grossissement.

3° Les œufs (C D) et Embryons (E F) de l'oikopleure. Le texte et les dessins donnent à ces organismes tout ce qui leur faut pour justifier cette nature, en particulier la franche structure épithéliale des feuillets.

Mais ne serait-ce pas là, cependant, le curieux effet d'une imagination trop prompte et d'une technique trop simple appliquées à un matériel trop pauvre ?

Ces embryons ne sont-ils pas des *Oodinium* adultes dont la taille (si toutes les figures sont au même grossissement) est bien en rapport avec celle du jeune individu B ? (130 μ et 65 μ) et de l'ordre de celle des *Oodinium* en général.

L'« œuf » D avec son follicule ne rappelle-t-il pas fidèlement la structure de notre *O. fritillariae* (fig. 15) à ectoplasme aréolé et à volumineux noyau central ?

Dans l'« embryon » E, la série des « cellules nourricières » de l'axe d'insertion ne représente-t-elle pas le pédoncule lui-même, invaginé comme il l'est normalement, dans la base du parasite, et vu par transparence ? Et le bouton qui termine cette série n'a-t-il pas exactement la forme et la situation du bouton pédonculaire d'*Oodinium fritillariae* (fig. 14) et d'*O. amylaceum* (fig. VIII *b*, de CAULLERY ?).

Le corps sphérique du pôle libre, prétendue ébauche du sytème nerveux, ne serait-il pas le noyau du parasite, que l'on retrouve comme tel sur la coupe F ?.

Mais que penser des spiracules et des poches pharyngiennes et surtout de leur structure épithéliale si caractéristique ? Je ne puis qu'évoquer la figure de POUCHET qui montre un *Oodinium* comme cloisonné en un grand nombre de cellules (II *B*). Ces deux cas devraient peut-être éveiller l'idée qu'un phénomène de sporulation multiple peut intervenir chez les *Oodinium*, par exemple chez ceux d'entre eux qui terminent normalement leur évolution sur l'hôte, le mode que nous connaissons représentant une évolution propre aux formes prématurément détachées. La coexistence du noyau et des feuillets sporaux ferait songer à une palisporogénèse analogue à celle que nous étudierons chez les *Apodinium*, les *Blastodinium* et les *Haplozoon*. Ce ne sont là que des suggestions et c'est aussi l'interprétation la plus favorable aux auteurs. Car, à défaut de cela, il ne nous reste qu'à attribuer à des altérations les images produites (*Cf.* fig. 13).

Conditions d'existence et parasitisme des Oodinium

PREUVES DU PARASITISME TROPHIQUE. — Bien que l'on n'ait pu constater chez les animaux parasités par les *Oodinium* ni lésion autre que celle déterminée par la pénétration des rhizoïdes, ni préjudice général tel que la castration parasitaire, on peut affirmer que ces organismes ne demandent pas seulement à leur hôte un support, comme le pensait BÜTSCHLI, mais qu'ils en tirent aussi les éléments de leur nutrition. Ce ne sont pas des parasites phorétiques, mais des parasites trophiques. Voici les raisons de cette certitude :

1° Le parasite s'accroît considérablement pendant toute sa période de vie sédentaire ;

2° L'organe de fixation pénètre le corps de l'hôte et s'y résout en fins rhizoïdes formés de cytoplasme et non d'une substance squelettique, comme en témoigne leur contractilité. Même chez les formes, où aux stades avancés les rhizoïdes sont rétractés (*O. fritillariae*), le tronc fixateur est étalé en un large plateau qui présente la structure en brosse caractéristique des surfaces d'échanges (brosses des cellules intestinales, brosse des myxosporidies (MERCIER **1908**, MRAZEK **1910**) brosse du kyste sarcosporidien (auct.) brosse de la cellule pariétale du kyste de Gilruth (CHATTON **1910** *c*), etc.

Ce tronc est tout à fait comparable aussi à celui que CAULLERY (**1910**) a décrit chez son *Ellobiopsis Chattoni* et que ce savant considère comme un appareil d'absorption, autant que de fixation ;

3° Le parasite n'a point de pigment assimilateur. Le lipochrome dont il est souvent chargé et qui peut d'ailleurs faire défaut chez certaines formes (*O. fritillariae*) ne doit pas, cela va sans dire, être considéré comme tel. Il n'a donc point une nutrition holophytique. Il n'a pas non plus une nutrition animale. Il ne peut donc se nourrir que par osmose. Trouve-t-il dans l'eau de mer les substances qui lui sont nécessaires ? On pourrait à la rigueur le supposer quand il s'agit de l'*Oodinium* des Salpes ou de ceux des Appendiculaires. Dans la cavité branchiale des premières, comme dans la cavité de la coque des secondes, l'eau peut se trouver enrichie des quelques déchets de la nutrition de l'hôte ; mais à quel état de dilution ! Quant aux parasites des Alciope et des Siphonophores, ils vivent en pleine eau [1].

Les divers états de l'appareil fixateur-absorbant. — Cet appareil est particulièrement intéressant à considérer au point de vue physiologique chez *O. fritillariae*, à cause de la transformation qu'il subit au cours de son développement. J'ai montré que chez le parasite très jeune, le tronc encore peu épaissi se subdivise en quelques rhizoïdes qui pénètrent le corps de l'Appendiculaire, comme c'est le cas pour le parasite des Salpes à tous les stades de son évolution sédentaire. Chez le parasite des Fritillaires accru, les rhizoïdes sont rétractés et ne franchissent plus la cuticule. Par contre, le nombre des fibrilles qui leur correspondent est considérablement augmenté et le tronc est fortement épaissi. A quoi peut tenir cette transformation, qui, disons-le en passant, met bien en lumière la complète homologie qui existe entre l'arborisation de rhizoïdes d'*O. amylaceum* et le « disque » d'*O. Poucheti* et d'*O. fritillariae* ? Je pense qu'au moment de sa fixation sur l'hôte le très jeune parasite ne peut pousser pour se tenir à l'hôte que quelque filaments, qui doivent avoir d'autant plus de prise qu'ils sont moins nombreux. Au fur et à mesure qu'il s'en différencie d'autres renforçant le tronc et élargissant le disque, la fixation se trouve assurée par le seul contact de celui-ci à la cuticule.

Quant à concevoir pourquoi chez *O. amylaceum* les rhizoïdes sont épanouis dans les tissus de la Salpe, alors qu'ils sont rétractés chez les parasites des Fritillaires, c'est plus difficile. La consistance du tégument

1. On nous objectera peut-être le cas de beaucoup de *Peridinium*, qui libres, sont cependant complètement dépourvues de pigment assimilateur et dont la cuirasse semble leur interdire toute nutrition animale. La nutrition des *Peridinium* n'a pas fait que je sache l'objet de recherches spéciales qui sont certes nécessaires. Mais ne peut-on pas supposer que par l'orifice même de la cuirasse, où passent les flagelles de fines particules dirigées par ceux-ci ne puissent être ingérées ? Chez les *Oodinium* semblable phénomène est impossible à cause de la continuité complète de la membrane d'enveloppe.

n'est probablement pas sans influence sur cet état de l'appareil fixateur. On conçoit que pour réaliser une fixation à un tégument mou ou visqueux, la pénétration soit nécessaire, tandis que l'adhérence à une pellicule rigide peut se faire par simple contact.

Valeur des espèces

En plus d'*Oodinium Poucheti* Lemm. qui est l'espèce type du genre, nous avons admis l'existence de deux autres espèces. *O. amylaceum* Bargoni, des Salpes et *O. fritillariae* Chatton de *Fritillaria pellucida*. Nous considérons comme d'espèces douteuses le parasite à nature double de Brooks et Kellner, le parasite des *Alciope* de Dogiel et notre *Oodinium* de la cavité palléale des *Criseis*, encore insuffisamment connus.

O. Poucheti et O. amylaceum.

Je reconnais que la distinction des deux premières espèces repose sur des caractères tout contingents et qu'elle est toute provisoire :

La forme, la taille, la pigmentation, la structure, autant qu'on en peut juger d'après les descriptions des auteurs sont identiques. Il ne subsiste que deux caractères, auxquels on l'a vu, nous n'attachons pas grande importance :

1° Le sens de la division, qui est longitudinal chez *O. Poucheti* et qui serait transversal chez *O. amylaceum*. Si cette différence était confirmée, elle aurait, certes, la plus grande valeur, non seulement au point de vue taxonomique, mais encore au point de vue de la conception générale de la sporogénèse chez les Péridiniens parasites (v. p. 434). Mais, il est plus probable qu'elle est le fait d'une illusion d'observation (v. p. 45) ;

2° La structure de l'appareil de fixation : disque adhésif, chez *O. Poucheti*, arborisation de rhizoïdes chez *O. amylaceum*. J'ai pu, grâce à l'observation des stades jeunes d'*O. fritillariae*, montrer qu'il ne s'agit pas là en réalité de deux structures différentes, mais de deux états d'un même organe, très polymorphe, aussi polymorphe que le sont les pseudopodes des Rhizopodes, et dont l'état de contraction ou d'extension n'est probablement qu'une conséquence de la consistance du tégument sur lequel le parasite est fixé (v. p. 55). On n'en devra pas moins tenir compte de ce fait que chez les *Oodinium* des Appendiculaires (je pense qu'à cet égard *O. Poucheti* se comporte comme *O. fritillariae*) le parasite commence par pousser des rhizoïdes, et qu'il les rétracte ensuite. Ceci prouve que

la cuticule de l'hôte n'est point un obstacle à leur épanouissement, que le parasite peut développer ses rhizoïdes, mais qu'il ne le fait pas et que la nature de l'hôte ne détermine pas seule l'état de l'appareil fixateur. Nous ne savons pas si les germes d'*O. Poucheti* sont capables de s'adapter d'emblée aux conditions nouvelles qu'exigeraient la fixation au tégument de la cavité branchiale d'une salpe et la nutrition aux dépens des tissus de ce nouvel hôte.

C'est pour ces raisons que nous croyons pouvoir jusqu'à plus ample informé, continuer à désigner d'un nom propre l'*Oodinium* des salpes. Le langage ne peut qu'y gagner en précision et en concision, cela n'impliquera nullement que nous croyions à la fixité de l'espèce et à la spécificité parasitaire rigoureuse. Je tiens à dire ceci dès maintenant. D'autres cas de conscience taxonomiques se présenteront au cours de cette étude, comme il s'en présente à tout parasitologue.

De combien a-t-on pu donner une solution définitive ?

Nous soumettrons donc au lecteur toutes les données utiles à la discussion de ces cas difficiles. Si d'une manière générale, nous conservons, même dans le cas probable d'unité spécifique (v. le cas *Blastodinium spinulosum-B. crassum*, p. 241) deux noms différents aux formes en cause c'est par ce que nous pensons être encore — et pour longtemps — dans une période de travail analytique, où il faut employer un langage analytique, chaque fois que l'identité n'est pas définitivement démontrée.

O. FRITILLARIAE et O. POUCHETI.

Pour distinguer *O. fritillariae* d'*O. Poucheti*, nous avons des caractères plus nombreux et plus sérieux. La taille plus petite d'*O. fritillariae*, sa forme généralement arrondie aux stades avancés, sa pigmentation toujours faible, le volume plus considérable du noyau et surtout la forme toujours déprimée de celui-ci du côté du pédoncule, chez le parasite bien développé.

J'attache une grande importance à ce fait que sur les *Oikopleura dioïca*, hôtes d'*O. Poucheti*, qui ont été pêchées en même temps que les Fritillaires infestées, il n'y avait point d'*Oodinium*. Il n'y en avait pas non plus à l'état libre dans la mer comme dans tous les cas où il s'en trouvait sur ces appendiculaires.

Notons que chez ces trois formes, les stades jeunes, ainsi que la marche de la sporogénèse, au moins jusqu'à la différenciation des dinospores, sont exactement semblables. Quant à la morphologie des dinospores, on

ne peut actuellement en tirer aucun caractère taxonomique, parce qu'elle n'est connue avec précision que chez *O. fritillariae*. Les dinospores d'*O. amylaceum* sont encore inconnues.

Genre **APODINIUM** Chatton 1907

Fig. 9, pl. I (*Apod.*); fig. 17-30, pl. II; fig. 31-34, pl. III.

Apodinium Chatton (**1907**, p. 981).
non *Apodinium* Paulsen (**1911**, p. 317).

Espèce type genre : *Apodinium mycetoïdes* Chatton **1907**.

Sommaire :

A l'espèce type, parasite de *Fritillaria pellucida* (Busch) = *Fritillaria furcata* (Vogt), j'aurai à ajouter ici une forme nouvelle vivant sur une autre Appendiculaire, *Oikopleura cophocerca* Gegenb.

Paulsen (1911) a tout récemment introduit dans le genre un *Apodinium chaetoceratis* parasite des Diatomées pélagiques : *Chaetoceras boreale* et *Ch. decipiens*, non sans faire lui-même d'expresses réserves sur les affinités de cet organisme avec l'espèce type. Le savant protistologue ne sera donc pas surpris que, partageant ses doutes, j'aie distrait ce parasite du genre *Apodinium*. J'en ai fait le genre nouveau *Paulsenella*. Sa position systématique sera discutée à la page 320 de ce Mémoire.

Apodinium mycetoides Chatton 1907

Fig. 9, pl. I; fig. 17-30, pl. II.

Apodinium mycetoides Chatton (1907, p. 282, fig. 1).

Type de l'espèce fixé sur le tégument de *Fritillaria pellucida* (Busch) (= *Fritillaria furcata* Vogt) à Banyuls-sur-Mer. (Fig. 9, pl. I; 17-30, pl. II).

I. L'hote et son parasite.

L'hote. Son régime saisonnier. — Le 21 novembre 1906, la pêche quotidienne au voisinage de la côte fournit en grand nombre une Appendiculaire que je n'avais pas rencontrée jusque-là. C'était *Fritillaria pellucida* (Busch) = *Fritillaria furcata* (Vogt) qui n'est d'ailleurs pas une forme rare, mais seulement très sporadique. Le 22 novembre, nous la pêchions à bord du *Roland* sur tout l'espace parcouru depuis la côte jusqu'à deux milles environ au large de Collioure. Le 23 novembre, il ne s'en trouvait plus dans la baie de Banyuls que de rares individus et le lendemain elle avait complètement disparu. En 1907, elle fit une courte réapparition, nombreuse, le 26 mars.

M. Caullery[1] l'a observée en avril-mai 1910. Un essaim dense vint dans la baie le 12 octobre 1911, d'autres plus clairsemés entre le 22 et le 27 octobre 1912.

A Villefranche-sur-Mer, on la pêche d'une façon intermittente de novembre à mai, et en 1910, du 17 mars au 7 avril, je l'ai trouvée à peu près quotidiennement dans le produit de la pêche au filet fin, mais jamais en essaims aussi denses que ceux observés à Banyuls.

Le régime de *Fritillaria pellucida* paraît donc être un régime hivernal en Méditerranée. C'est aussi de novembre à février que Vogt (1854) l'a pêchée à Nice, de décembre à avril que Gegenbaur (1855) et Fol (1872) l'ont observée à Messine. Mais ces observations sont en contradiction au moins apparente avec celles recueillies à Madère par Langerhans (1874) qui l'y trouve de mai à septembre, et aux Canaries par Michaelsen qui l'y a rencontrée au mois d'août, en contradiction aussi avec les documents recueillis par la *Plankton Expedition* [Lohmann (1896)] d'où il ressort que cette Appendiculaire est essentiellement une forme des mers chaudes. Elle paraît même manquer totalement dans la mer du Nord.

1. Communication orale.

Lohmann (**1911**) n'en fait point mention dans ses *Appendicularien* du *Nordisches Plankton*.

Il n'est donc guère permis de supposer que *Fritillaria pellucida* ne prolifère qu'en hiver en Méditerranée, pour disparaître en été. Il vaut mieux penser, jusqu'à plus ample informé, que c'est une forme essentiellement hauturière, habituée des profondeurs moyennes qui n'est amenée à la côte et à la surface qu'en hiver, par les courants du large prédominant en cette saison.

Fréquence du parasite. — Je n'ai trouvé nulle part dans les mémoires des auteurs qui ont étudié cette Appendiculaire la mention d'un parasite qui puisse se rapporter à *Apodinium mycetoides*. La présence de ce Péridinien dans les essaims de *Fritillaria pellucida* m'a paru cependant assez constante. J'en ai observé chaque fois que les Fritillaires se sont montrées en nombre, mais avec d'assez grandes variations dans la proportion des individus parasités. Dans l'essaim de novembre 1907, cette proportion atteignait dix pour cent environ. Elle était beaucoup moindre dans les autres essaims [1].

Localisation. Hypothèses sur ses causes. — La figure 9 où l'on a déjà vu un *Oodinium* attaché à une *Fritillaria pellucida*, au niveau de l'estomac, montre aussi plusieurs *Apodinium*, à divers degrés de développement, les uns très jeunes, sphériques, les autres peu développés, piriformes, tous fixés par un long pédoncule, grêle et flexueux, sur la face ventrale de l'hôte au niveau des spiracula branchiaux (s. d. s. g). La plupart ont leur pédoncule dirigé vers le spiraculum droit, et l'un d'eux, gros individu, s'y trouve même engagé et l'obture à peu près complètement.

S'il est aisé, comme l'on verra, de mettre en évidence la cause de cette orientation presque constante des parasites vers le spiraculum droit, il est beaucoup moins facile de saisir dans l'état actuel de nos connaissances celle qui détermine la localisation si précise des *Apodinium* sur la zone ventrale interbranchiale.

Il faut dire que cette localisation souffre quelques rares exceptions : j'ai noté quelques *Apodinium* fixés sur la marge du corps au niveau des fentes branchiales, ou même sur la face dorsale, mais dans ce dernier cas

1. Les Fritillaires de novembre 1907 étaient aussi infestées dans une proportion de 3 sur 10 environ, par l'énigmatique *Neresheimeria* (*Lohmanella*) *catenata* Neresheimer (**1904**) qui se substitue aux glandes génitales. Elles l'étaient aussi, mais celles-là très peu nombreuses, par un Protiste qui se développe en masses plasmodiales autour des organes et qui fera l'objet d'une étude spéciale. Je rappelle que cette Appendiculaire est aussi l'hôte d'*Oodinium fritillariae* (v. p. 38).

toujours en dehors de la large plage invaginée des oikoplastes ou cellules sécrétrices de la coque.

J'avais cru d'abord que c'était surtout dans les rapports de la substance mucilagineuse qui constitue la coque, d'ailleurs très réduite, de ces Appendiculaires, avec le corps, qu'il fallait chercher l'explication de cette répartition des parasites. Je n'avais d'ailleurs pu trouver dans la littérature de données très précises à ce sujet. LOHMANN (1899), qui a étudié avec beaucoup de détails la structure de la coque et son élaboration par les oikoplastes chez les *Oikopleura* n'est ni très complet ni très explicite en ce qui concerne les *Fritillaria*, *F. pellucida* en particulier.

Je n'ai pu savoir, par exemple, si la substance mucilagineuse entourait comme d'une ceinture toute la partie péribranchiale du corps, ou si elle était localisée à la région ectodermique invaginée de la face dorsale qui est exclusivement constituée d'oikoplastes. LOHMANN parle bien d'un ectoderme oikoplastique ventral qui est réduit chez les *Fritillaria* et les *Kowalewskia* à une très étroite bande antérieure, mais il ne précise ni sa position, ni la part qu'elle prend à la sécrétion de la coque.

Ces oikoplastes ventraux, ERICH MARTINI (1909) les a décrits dans un travail où il s'est attaché à dénombrer toutes les cellules du corps chez *Fritillaria pellucida*. Il met en évidence une bande antérieure de ces cellules qui s'étend latéralement en arrière jusqu'aux spiracula, et une autre bande située postérieurement à ceux-ci et qui ne les atteint pas. Mais l'auteur ne fournit aucune indication sur l'extension que prend à la surface du corps la substance sécrétée par ces éléments.

Remarquons simplement que la plage ventrale limitée par ces zones à oikoplastes et dépourvue de ces cellules, zone qui circonscrit les spiracula, est précisément celle sur laquelle se fixent les *Apodinium*.

Cette constatation, si suggestive qu'elle soit, ne suffit cependant pas à expliquer la répartition des parasites sur le corps des Fritillaires. Car, en dehors du thorax, il n'existe nulle part ailleurs sur le corps d'ectoderme oikoplastique, et nulle part ailleurs cependant les *Apodinium* ne se trouvent fixés ! Et dès lors, il faut avoir recours aux hypothèses.

Les germes des parasites sont-ils dirigés, canalisés, vers le champ interbranchial et amenés à son contact par le courant d'eau que déterminent les ondulations de la queue ?

C'est l'hypothèse à laquelle je me rallie provisoirement par élimination.

Les parasites sont-ils attirés vers le champ interbranchial par un appel d'eau résultant du mouvement ciliaire des spiracula ? On verra que

cet appel d'eau existe, mais qu'il se produit surtout du côté droit, rarement du côté gauche. Il ne permettrait donc pas d'expliquer la fixation des parasites qui a lieu également des deux côtés. Au surplus, les parasites attirés seraient entraînés à travers le spiraculum droit dans le pharynx, comme je le démontrerai un peu plus loin.

Le tégument du champ interbranchial jouirait-il de propriétés physiques spéciales qui favoriseraient l'adhérence des parasites ? Ici nous sommes en plein inconnu. Nous ne savons même pas ce qu'il faut entendre par tégument chez *Fritillaria pellucida* : « Verlassen wir nun das Oikoplastenepithel und gehen zum übrigen Körperepithel weiter, so treffen wir auf noch sehr unbekanntes gebiet », voilà ce qu'en dit Martini. Le corps en dehors des zones à oikoplastes, des franges ciliaires et des glandes éparses, n'est revêtu que d'une cuticule anhiste très ténue, recouvrant une masse absolument hyaline, d'apparence mucilagineuse. C'est toujours à cet état que j'ai observé le tégument des Fritillaires. D'après Fol (1872), il existerait chez les individus jeunes un ectoderme recouvrant cette cuticule (qui devrait donc être considérée comme une membrane basale), ectoderme qui, au cours de la croissance, serait mué par lambeaux et persisterait quelquefois par places. E. Martini émet la même opinion. La cuticule serait donc en réalité plutôt une basale. Quant à la substance mucilagineuse, que représente-t-elle ? Vraisemblablement, un mésoderme très modifié.

Orientation des parasites. Facteurs de leur orientation. Le régime des courants respiratoires chez *Fritillaria pellucida*. — A voir les *Apodinium* presque toujours orientés du côté du spiraculum droit, et ceux-là même dont le pédoncule s'attache au tégument tout près du spiraculum gauche, il devait venir tout de suite à l'esprit que la cause en était un appel d'eau de l'extérieur vers l'intérieur, à travers le premier de ces orifices. Cette idée que je n'eus pas de peine à vérifier était en contradiction avec ce que les auteurs ont écrit sur le régime des courants respiratoires chez les Appendiculaires.

Voici, par exemple, ce que Fol (1872) dit à ce sujet dans ses généralités : « La direction du courant dépend de la volonté de l'animal ; le plus souvent l'eau pénètre par la bouche et sort par les branchies, mais on voit aussi la direction inverse régner pendant plus d'un quart d'heure ou les deux directions alterner à de courts intervalles. Les deux fentes agissent toujours ensemble et l'on ne voit jamais l'eau entrer par une fente et ressortir par l'autre. »

J'ai pu vérifier que cette assertion était parfaitement exacte pour ce qui est d'*Oikopleura cophocerca*. Vraisemblablement, l'est-elle aussi pour toutes les *Oikopleura*. J'ai quelque doute qu'elle le soit en ce qui concerne les Fritillaires autres que *pellucida* ; quoiqu'il en soit, elle est en défaut pour cette dernière. Voici l'expérience qui le démontre et que j'ai répétée avec des résultats identiques, sur 11 individus. Ceux-ci sont choisis dans des bocaux de pêche, très mobiles et sans aucune altération manifeste. Ils sont placés délicatement, la face ventrale en haut, sous

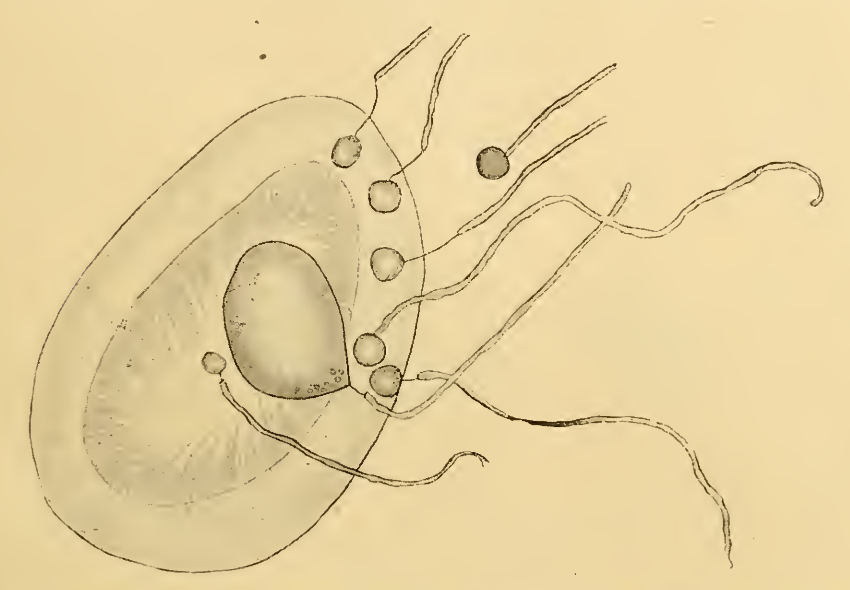


FIG. XII. *Apodinium mycetoides* sur *Fritillaria pellucida*. Nombreux individus attirés vers le spiraculum droit. (× 530.)

une lamelle soutenue par des cales et sans compression. La lamelle dont il serait préférable d'éviter l'usage, est nécessaire pour empêcher que l'appendiculaire, dont le tégument est mal mouillé par l'eau ne se colle à la surface de la goutte qui la contient.

Dans celle-ci a été préalablement mise en suspension de la poudre de carmin dont le transport permet de suivre avec la plus grande netteté le sens des courants. Ceux-ci sont de trois sortes. Comme chez les *Oikopleura*, il y a un courant entrant par la bouche et sortant par les deux spiracula. Je l'appellerai courant antéro-postérieur. Le courant inverse, postéro-antérieur, ne paraît pas exister chez *Fritillaria pellucida*. Jamais, chez cette espèce, je n'ai vu l'eau sortir par la bouche, d'une façon durable et autrement que par brusques et très courtes poussées. Le courant pos-

téro-antérieur des *Oikopleura*, dont l'effet est de purger le pharynx des particules qui peuvent s'y être arrêtées, est remplacé ici par des courants

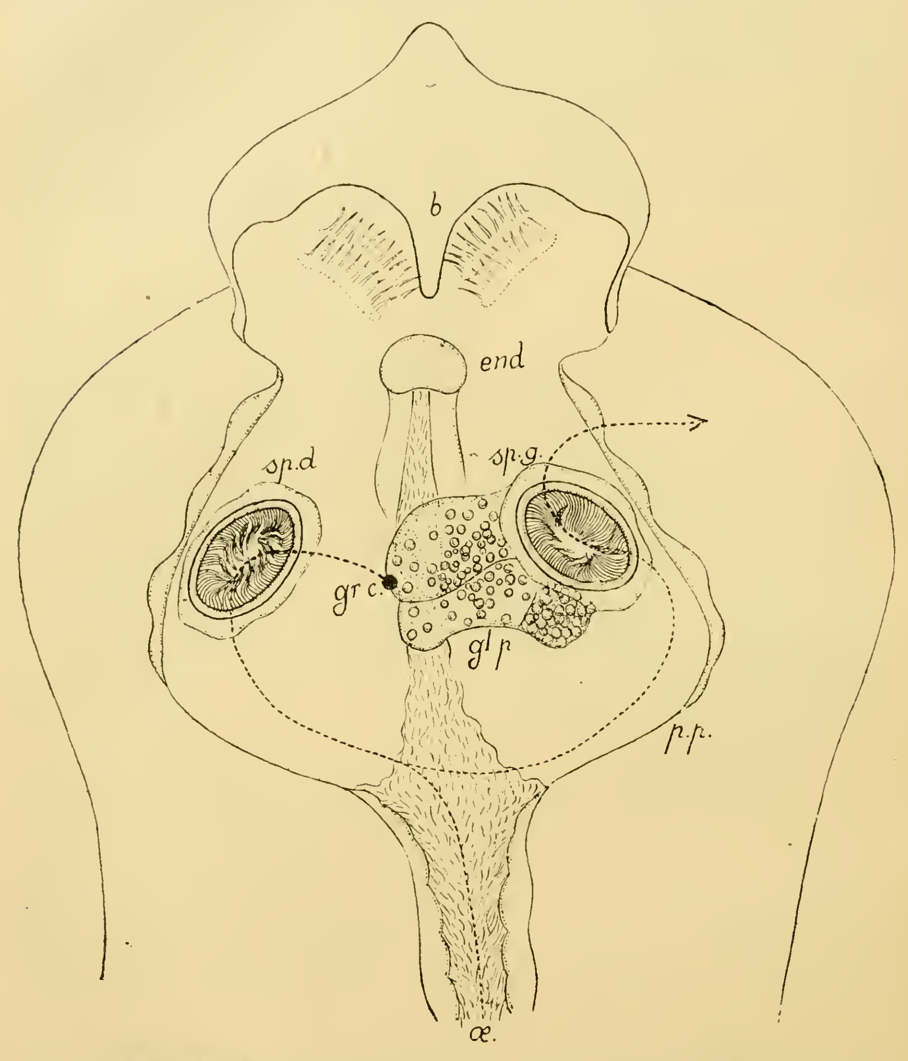


Fig. XIII. *Fritillaria pellucida.* Figure demi-schématique de la région antérieure, face ventrale, pour illustrer l'expérience des grains de carmin. Le point noir *gr. c.* représente un grain de carmin situé à l'extérieur et le circuit qu'il fait en pénétrant dans le pharynx par le spiraculeum droit (*sp. d.*) (courant de purge droit-gauche) et en sortant par le spiracul um gauche (*sp. g.*); *p. p.*, paroi du pharynx : *end*, endostyle; *b*, bouche; *œ*, œsophage; *gl. p.*, glande pharyngienne. (× 156).

latéraux, de spiraculum à spiraculum, mais avec une prédominance très marquée du courant de droite à gauche sur le courant de gauche à droite. Cette prédominance est très apparente à l'observation simple au moyen

de la poudre de carmin. J'ai tenu cependant à prendre note des temps pour objectiver les constatations faites sur deux Fritillaires.

Première Fritillaire,	courant	antéro-postérieur	3 minutes
—	—	droit-gauche	21 minutes
—	—	gauche-droit	6 secondes
—	—	droit gauche	13 minutes
—	—	gauche-droit	2 minutes
—	—	droit-gauche	14 minutes
		Totaux	53 minutes
sur lesquelles durent :	courant	droit-gauche	48 minutes
—	—	antéro-postérieur	3 minutes
—	—	gauche-droit	2 minutes
Deuxième Fritillaire,	courant	droit-gauche	7 minutes
—	—	antéro-postérieur	4 minutes
—	—	arrêt	? secondes
—	—	gauche-droit	indéfiniment
		Totaux	24 minutes
sur lesquelles durent :	courant	droit-gauche	20 minutes
—	—	antéro-postérieur	4 minutes
—	—	gauche-droit	0 minutes

Je ne tiens pas compte dans ces observations de la durée du dernier courant de gauche à droite. J'ai en effet toujours constaté que le courant gauche-droit tendait à s'établir chez les Appendiculaires qui commençaient à souffrir d'avoir été maintenues longtemps en observation. Dans ces conditions, ce courant est entrecoupé de stases complètes dues à l'arrêt du mouvement des franges ciliaires buccales et branchiales. Il m'a semblé aussi, et le premier tableau ci-contre confirme dans une certaine mesure cette impression, que le courant antéro-postérieur était plus fréquent au début des observations qu'à la fin. Cela tient à ce que rapidement le pharynx est encombré de grains de carmin dont la présence, peut-être par un acte réflexe, a pour effet l'établissement des courants de purge. La charge de l'eau en particules solides influence certainement d'une manière directe le régime des courants respiratoires chez les Appendiculaires.

Au point de vue particulier qui nous occupe, ce que l'on peut déduire des observations qui précèdent est ceci :

Lorsque joue le courant antéro-postérieur, un corps comme un *Apodinium*, porté sur un long pédoncule souple et attaché par lui dans la

région intermédiaire aux spiracula est repoussé également par les courants qui sortent de chacun d'eux. L'action du courant antéro-postérieur n'imprime donc à ce corps aucune direction et il n'y a pas intérêt à rechercher si ce courant prédomine sur la somme des courants latéraux, ou sur l'un de ceux-ci. C'est uniquement le courant latéral le plus fréquent, qui doit déterminer l'orientation des pédoncules. Effectivement, l'analyse du jeu des courants respiratoires montre que c'est le courant d'entrée par le spiraculum droit qui prédomine de beaucoup sur le courant inverse, et c'est aussi ce qui explique que c'est vers ce spiraculum que les pédoncules sont presque tous orientés.

Si j'ajoute qu'un pédoncule couché par l'appel d'eau sur le tégument peut s'y accoler à cause de la consistance plus ou moins glutineuse de celui-ci, on s'expliquera que les *Apodinium* puissent conserver l'orientation qui leur a été donnée et qu'ils ne soient pas le jouet de toutes les oscillations des courants. Cette faculté d'adhérence du pédoncule au tégument suffit aussi à expliquer les exceptions assez nombreuses à l'orientation générale. Il est fréquent de voir des *Apodinium* ayant leur pédoncule couché dans une direction quelconque. Mais je dois dire qu'il ne m'est jamais arrivé d'en voir directement orientés vers le spiraculum gauche, ni d'observer des parasites engagés dans sa lumière comme il s'en trouve dans le spiraculum droit, très fréquemment. Nous verrons plus loin ces individus happés par le spiraculum être le point de départ d'une évolution dans le pharynx, au cours de laquelle leur forme et les conditions de leur parasitisme sont notablement modifiées.

II. Organisation et croissance du parasite.

L'individu jeune. — A première vue, surtout lorsqu'on se trouve en présence d'individus jeunes, l'on serait tenté de les prendre pour quelque spore de champignon en germination. Au stade le plus reculé que j'aie pu observer sur les Fritillaires, *Apodinium mycetoides* se présente sous la forme d'un petit kyste sphérique réfringent de 10 μ de diamètre, à paroi épaisse, porté sur un long pédoncule à axe creux, d'aspect mycélien, qui s'attache sur le tégument et enfonce des rhizoïdes dans son épaisseur (fig. 17).

Le kyste à une paroi épaisse, nettement à double contour qui laisse voir peu de détails de la structure interne. On distingue seulement une grosse vacuole centrale circonscrite par une couche cytoplasmique d'apparence assez homogène, contenant seulement quelques grosses inclusion très réfringentes.

Structure du pédoncule. — Le pédoncule sans les rhizoïdes a une longueur qui, selon les individus, varie de 60 μ à 200 μ.

Son diamètre est également variable, non seulement d'individu à individu, mais d'un point à l'autre de sa longueur (2 à 6 μ). Il est généralement plus grand dans la portion proximale (voisine du point d'attache) que dans la portion distale (voisine du corps). Ce pédoncule se compose de deux parties : un axe cytoplasmique central et une gaine protectrice.

L'axe cytoplasmique central est très ténu, son diamètre qui est uniforme depuis le point d'attache jusqu'au corps du parasite ne dépasse pas 0 μ 2 à 0 μ 6. Sa structure est homogène. Il est en continuité directe avec la couche cytoplasmique périphérique du corps. A l'extrémité opposée, il se prolonge, presque toujours dégagé de sa gaine, au-delà du point d'attache, et pénètre dans la tunique de la Fritillaire. Généralement, il s'y bifurque et ses branches s'effilent progressivement jusqu'à devenir imperceptibles. La longueur totale de l'axe cytoplasmique du corps à l'extrémité de la branche la plus longue peut être évaluée à 50 μ. Nous verrons, lorsqu'il sera question plus loin du mode de nutrition du parasite, que les rhizoïdes du pédoncule s'insinuent profondément dans le corps de la Fritillaire, jusqu'à atteindre l'endostyle ou la glande pharyngienne.

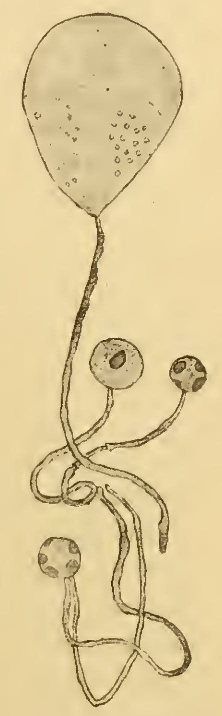


Fig. xiv. A. *Apodinium mycetoïdes* sur *Fritillaria pellucida*. Quatre individus attachés au même point. L'un des petits a poussé deux pédoncules. (× 670.)

La gaine du pédoncule ne le protège généralement que sur sa portion externe, entre le corps du parasite et le point de pénétration. Elle est constituée par une substance homogène réfringente dont je n'ai malheureusement pas pu étudier la nature.

La surface de la gaine est verruqueuse, son épaisseur est inégale. Au voisinage du point de pénétration, elle est quelquefois renflée en une sorte de bulbe. A ce niveau, la cuticule de la Fritillaire est plissée radiairement. La gaine présente aussi fréquemment des ressauts annulaires qui marquent des périodes de croissance irrégulière. Il y a des parasites chez lesquels la gaine ne recouvre pas la portion de l'axe cytoplasmique voisine du kyste. Une autre anomalie est la bifurcation du pédoncule protégé par sa gaine dans sa partie externe au corps de l'hôte.

Je n'ai pas pu étudier objectivement le mode de croissance du pédoncule.

Voici quelle conception je m'en suis fait en interprétant les différentes images fournies par les parasites à pédoncule complètement développé : Une spore amenée au contact du tégument de la Fritillaire s'y trouve retenue et germe. Elle germe comme le fait une spore de champignon en poussant un tube, dans lequel, disons-le tout de suite, il n'y a point de noyaux. Mais alors qu'un tube mycélien effectue sa croissance à peu près exclusivement par sa partie terminale, le tube pédonculaire d'*Apodinium* croît sur toute sa longueur, de part et d'autre d'un point fixe qui est le point d'adhérence primitif de la spore. Vers l'extérieur, le pédoncule s'allonge en sécrétant sa gaine, tandis que vers l'intérieur il se développe sous forme de filaments nus. Fréquemment cependant l'on voit des pédoncules munis de leur gaine pénétrer profondément dans le tégument, mais toujours ils se terminent par une portion nue de l'axe cytoplasmique. Il se peut que ces pédoncules engainés, observés au sein du tégument aient été secondairement enveloppés par lui du fait de sa croissance.

Structure du corps. Etat biénergide. — La croissance du cordon est déjà terminée lorsque le corps commence seulement à augmenter de volume. Cet accroissement du corps s'accompagne de changements de forme et de structure. De sphérique qu'il était, le parasite devient nettement piriforme. La membrane d'enveloppe qui était à double contour s'amincit jusqu'à n'être plus qu'une fine pellicule. Et de ce fait, la structure du contenu devient plus apparente.

Au point où l'axe du pédoncule pénètre dans le corps, on voit que la couche cytoplasmique est chargée de fins granules disposés comme s'ils fusaient du pédoncule. Les inclusions grossières contenues dans la couche pariétale, restes probables des réserves de la vie latente, sont résorbées. Dans le cytoplasme pariétal, en un point voisin de l'insertion pédonculaire, on voit apparaître une masse à surface arrondie, écrasée contre la surface d'enveloppe, et qui paraît constituée de granules sombres inclus dans une masse fondamentale hyaline, granules de taille égale, régulièrement ordonnés en files parallèles, cette masse n'est séparée du cytoplasme ambiant par aucune membrane définie. Une coloration ménagée au vert de méthyle acétique lui donne, en la contractant légèrement, une teinte vert-brillant, qui la met fortement en évidence par rapport au reste du corps. Cette masse est le noyau.

Sa grande masse, sa structure en files de granules, l'absence de membrane limitante individualisée, sont autant de caractères qu'il a en commun avec le noyau des Péridiniens normaux.

Déjà dans les *Apodinium* très jeunes, le noyau apparaît comme formé de deux lobes et il conserve cet aspect durant toute l'évolution. Cet aspect correspond à un état permanent de bipartition que nous retrouverons au même degré chez les *Blastodinium.* Durant toute la période végétative de leur cycle évolutif, tous les éléments cellulaires de ces Péridiniens sont binucléés, du fait de l'avance qu'a la division nucléaire sur la division cytoplasmique. Une exagération considérable de cette avance aboutit chez les *Syndinium*, parasites du cœlome des Copépodes, à la réalisation d'un état plasmodial parfait.

L'accroissement du corps à cette période est dû pour une grande part à l'augmentation de volume du cytoplasme central de consistance très fluide, et dont les propriétés physiques sont très voisines de celles de l'eau. Lorsqu'on écrase le parasite, ce liquide fuse au dehors sans produire avec l'eau de mer le moindre spectre. L'existence d'une semblable vacuole n'est pas une exception parmi les Péridiniens. Si en dehors des *Apodinium*, elle paraît faire généralement défaut chez les parasites [1], elle est au contraire un élément cytologique normal, presque constant chez les formes libres où on la désigne généralement sous le nom de *lacune aqueuse.*

A ce stade le pasasite mesure de 50 à 60 μ de long sur 40 à 60 μ de diamètre.

III. Reproduction du parasite : la sporogénèse itérative ou palisporogénèse.

« État adulte ». — Il est difficile de définir, chez les *Apodinium*, l'état de complet développement autrement que par le début de la sporulation, car celle-ci peut s'effectuer chez des parasites de tailles très variées. Néanmoins, on peut considérer comme ayant atteint cet état les individus qui sont représentés par les figures 18 et 19. La masse nucléaire volumineuse occupe toute la partie du corps attenant au pédoncule, où se trouvent aussi les granulations dont j'ai parlé plus haut. Tout le reste du corps est occupé par la lacune aqueuse qui n'est séparée de la pellicule d'enveloppe que par une mince couche de cytoplasme pariétal.

Division subtransversale du corps. — Bien que les individus 19 soient plus petits que les individus 18 ils sont plus près de sporuler. Le premier indice de ce phénomène est une modification dans la répartition

1. Elle existe chez certains *Blastodinium* (*B. Mangini*, p. 161, *B. elongatum*, p. 172).

des éléments cellulaires que l'on saisit en comparant les deux sortes d'individus. On voit que la masse nucléaire s'est étalée le long de la paroi cellulaire en refoulant d'un côté la lacune aqueuse, de sorte qu'un des lobes du noyau occupe la région distale du corps, tandis que l'autre en occupe la région proximale. Et de la région intermédiaire à ces deux lobes nucléaires, d'ailleurs bien individualisés, une lame cytoplasmique s'est développée, qui a scindé en deux la lacune aqueuse, entraînant dans son épaisseur tous les granules primitivement situés au voisinage de l'insertion pédonculaire.

Cette lame transversale marque la direction du premier plan de segmentation qui est subtransversal, légèrement oblique.

Par sa structure à l'état végétatif, *Apodinium mycetoïdes* semble prédestiné à subir la division longitudinale. C'est du moins l'hypothèse à laquelle conduit la loi de Richard Hertwig, et aussi la comparaison de notre parasite avec les *Oodinium*. Chez des individus comme ceux de la fig. 18 le plan de symétrie interne coïncide avec le plan de symétrie externe, c'est un plan sagittal. Mais immédiatement avant la division, et d'une manière inattendue, survient une brusque déviation du plan de symétrie interne, de près de 90° d'amplitude, qui met perpendiculaires le plan de symétrie interne et le plan de symétrie externe (fig. 19). Et c'est là précisément qu'apparaît la valeur de la loi de Hertwig : c'est le plan de symétrie interne qui détermine le plan de scission transversal. Ce dont la cause reste pour l'instant tout à fait inconnue, c'est la brusque déviation du plan de symétrie interne. Nous verrons que le mode si particulier de sporulation des *Apodinium* apparaît comme une conséquence directe de cette déviation, et du mode de division transversal qui en résulte.

Il y a lieu dès maintenant de noter les différences qu'offrent sous le rapport du sens de leurs segmentations les *Apodinium* et les *Oodinium*, ou du moins celui de ces derniers dont le mode de division a été vu avec certitude : *O. Poucheti*.

J'aurai l'occasion d'y revenir plus loin, lorsque je discuterai l'origine et la signification du phénomène de la schizogonie périodique dont nous allons avoir un premier exemple dans la sporulation d'*Apodinium mycetoïdes*.

Au moment où se forme la lame cytoplasmique transversale, chacun des deux noyaux commence à s'étrangler en biscuit. C'est la préparation de la seconde bipartition qui s'effectue avant que la première soit déjà

indiquée dans la masse cytoplasmique. Elle est même souvent plus précoce encore ; c'est ainsi que dans les individus 18, elle précède la déviation du plan de symétrie interne. La scission du corps s'opère par une constriction annulaire qui va s'approfondissant, comme guidée par la lame cytoplasmique. Mais, fait important, cette constriction n'intéresse pas la pellicule d'enveloppe, à l'intérieur de laquelle le corps s'est contracté et qui conserve la forme générale de celui-ci ; de sorte que, la scission étant achevée, le parasite se trouve constitué par deux cellules, l'une distale (par rapport à l'insertion du parasite), l'autre proximale contenue dans une coque piriforme commune.

HÉTÉRODYNAMIE DES CELLULES FILLES. (NOMENCLATURE DES ÉLÉMENTS ET NOTATION DES STADES DE LA SPOROGÉNÈSE.)

Ces deux cellules ne sont pas d'égale valeur.

Chez les *Oodinium*, les deux cellules résultant de la première segmentation sont équivalentes. Elles continuent à se segmenter parallèlement et fournissent en définitive un grand nombre de dinospores toutes identiques et contemporaines. Et cette segmentation simultanée est le mode tout à fait fondamental et général suivant lequel se forment chez les Protozoaires et les Protophytes les spores dans les sporanges, que la multiplication des énergides se fasse à l'état plasmodial ou à l'état dissocié, et quelles que soient les variantes qu'elle comporte.

Chez les *Apodinium*, les choses se passent différemment. La cellule distale et la cellule proximale ne sont point homodynames. Tandis que la cellule distale va subir sans délai une première division, la cellule proximale va traverser une courte période de repos durant laquelle elle s'accroîtra et s'entourera d'une nouvelle pellicule périplastique.

Nous conviendrons dès maintenant d'appeler *trophocyte* [1] la cellule initiale ou proximale, *gonocyte* la cellule distale, et *sporocytes* les cellules résultant des divisions du *gonocyte*.

Nous poserons dès maintenant les bases d'une notation qui nous sera d'une grande utilité au cours de cet exposé, pour représenter en signes abrégés les différents stades de l'évolution des *Apodinium*, des *Blastodinium* et aussi des *Haplozoon*. Nous conviendrons de représenter par I le trophocyte et par 1 le gonocyte. Le stade à deux cellules auquel nous

1. Je ne donne pas à trophocyte la signification de cellule nourricière, ce qui serait inexact, et correspondrait d'ailleurs à une impossibilité puisque les cellules distales sont séparées de la proximale. Le sens de ce mot sera, cellule qui se nourrit, qui végète et s'accroît. C'est le sens que l'on attache en protozoologie et particulièrement en sporozoologie au terme *trophozoïte* qui sert à désigner la forme de végétation et de croissance par opposition aux formes de reproduction.

sommes arrivés sera représenté ainsi : I-1. L'indice du chiffre I exprimera le nombre de divisions subies par la cellule initiale.

Après la première division du *gonocyte*, le parasite sera constitué par le trophocyte et deux sporocytes : I_1-2.

Poussées sporogénétiques successives. — Les deux sporocytes 2, binucléées dès leur formation, vont se diviser une seconde fois, pendant que le trophocyte I_1 reprenant son activité fait de même. Et cette seconde bipartition, transversale comme la première, respecte la nouvelle pellicule d'enveloppe, nouvelle coque emboîtée dans la précédente, et enfermant deux cellules, l'une proximale, *trophocyte* 2, l'autre distale, ou *gonocyte* I_2. C'est le stade I_2-1-4. — Si les divisions des différentes cellules continuaient à s'effectuer suivant la même loi, l'on arriverait aux stades successifs suivants : I_2-2-8-, I_3-1-4-16, c'est-à-dire que le nombre des éléments de chaque génération suivrait une progression géométrique dont la raison serait le nombre 4 (fig. 21). Mais les phénomènes n'offrent pas cette régularité mathématique. Il arrive même qu'au stade I_1-1, le trophocyte et le gonocyte se divisent simultanément ou presque simultanément, et que cette marche des segmentations se poursuive ainsi, réalisant alors une progression géométrique ayant 2 pour raison : I_1-1, I_2-1-2, I_3-1-2-4, I_4-1-2-4-8, etc.

Dans ce dernier cas, le trophocyte se comporte à la vérité comme le gonocyte puisqu'il se divise exactement le même nombre de fois. Ce qui seulement l'en distingue, c'est la faculté qu'il tient de ses rapports avec le pédoncule, de se nourrir et par conséquent de s'accroître entre chacune de ses bipartitions, et d'être ainsi la souche permanente, théoriquement indéfinie, de nombreuses générations de spores. Ainsi la sporogénèse si particulière des *Apodinium* se trouve ramenée en dernière analyse à sa cause première apparente : la division transversale de la cellule initiale.

Il est utile, pour atténuer ce que l'usage de formules introduit toujours de trop absolu dans le langage biologique, de dire qu'entre la marche de la sporogénèse, telle que l'exprime la première progression, et celle qu'exprime la seconde, on observe tous les intermédiaires (fig. 22).

Aucun des individus figurés ne montre, on le voit, plus de quatre poussées de sporocytes coexistantes, et beaucoup ne les présentent point. Je n'ai pas observé non plus que la poussée la plus ancienne comptât plus de huit éléments. Seul, le parasite représenté en 22 fait exception ; mais il est difficile de savoir si tous ses sporocytes appartiennent à la

même poussée ou si quelques-uns d'entre eux, d'une précédente génération, ne sont pas restés adhérents à la souche.

Déhiscence des coques. Collerettes résiduelles. — Ce qui commande la libération plus ou moins précoce, très variable avec les parasites, des spores les plus anciennes, c'est l'élasticité de la coque qui les enferme. Cette élasticité atteint, on le voit, un haut degré.

La rupture de la coque n'est d'ailleurs pas toujours immédiatement suivie de la dispersion des sporocytes qu'elle contenait. Ceux-ci ont acquis du fait de leur compression réciproque une adhérence qui ne s'atténue pas d'une manière immédiate et j'ai pu voir quelquefois des dinospores avec leurs flagelles en activité ne se libérer qu'au bout de plusieurs minutes.

Les coques éclatées ne sont pas entièrement caduques. Leurs vestiges se voient sous forme de collerettes à bords libres déchiquetés, emboîtées les unes dans les autres et soudées par leurs fonds, constituer à l'extrémité du pédoncule une sorte de calice dans lequel sont contenus les éléments restants du parasite. Si l'on était toujours assuré de pouvoir compter ces collerettes résiduelles avec précision, et si l'on était certain qu'il n'en manque point, l'on pourrait connaître le nombre des poussées de spores issues d'un parasite.

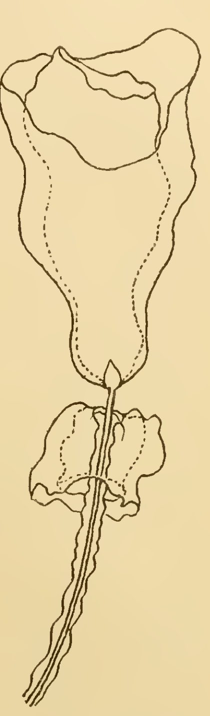


Fig. xv. *Apodinium mycetoïdes*. Pédoncule portant quatre coques vides, dont deux dressées et deux réfléchies. (× 670).

Le nombre des collerettes le plus élevé que j'aie compté est de 5.

Il dépasse comme on voit le nombre des poussées sporogénétiques d'un même parasite, mais il semble indiquer aussi que l'activité reproductrice des *Apodinium* est loin d'être indéfinie.

Des individus tels que 23-24 sont manifestement épuisés et touchent à la fin de leur évolution.

Structure des dinospores. — J'ai déjà dit plus haut dans quelles conditions se faisait la libération des spores. Il me reste à décrire leur forme et à discuter de leur sort ultérieur que je n'ai pu suivre objectivement. Lorsqu'on examine un parasite qui présente une poussée de sporocytes avancés, en forme de biscuit, on a presque toujours l'occasion

d'en voir qui au lieu d'une simple constriction équatoriale, montrent un sillon plus accusé à profil en gouttière. Souvent, quelques-uns de ces sporocytes sont animés de soubresauts dus à l'activité des flagelles naissants. Ces flagelles apparaissent d'abord très courts de part et d'autre du sillon équatorial, et sans direction bien déterminée. Dans d'autres éléments, on voit l'un des deux flagelles engagé dans le sillon, où il ondule, tandis que l'autre oscille dans une direction perpendiculaire à celle du premier. Je ne l'ai jamais vu contenu dans un sillon longitudinal bien marqué. Ainsi les sporocytes se sont transformés en dinospores. Il y a lieu de douter que les dinospores, observées dans de telles conditions, se présentent sous leur forme parfaitement normale. Et j'ai de bonnes raisons de penser aussi qu'elles n'ont pas atteint leur état de complète maturité. Nous verrons, en effet, que chez les *Blastodinium*, les spores mises en liberté à l'état binucléé subissent dans l'eau de mer un certain nombre de divisions au cours desquelles l'avance qu'avait la division nucléaire sur la division cytoplasmique se trouve regagnée par cette dernière.

Conjectures sur la destinée des dinospores. — Qu'advient-il des spores libérées ? Lorsqu'on les conserve en chambre humide, on les perd le plus souvent, à cause de leur petite taille et de leur petit nombre, et si l'on a la bonne fortune de les suivre pendant quelques heures, on les voit se déformer, se gonfler, se vacuoliser et s'immobiliser à l'état de corps sphériques remplis de granules animés d'un mouvement brownien très intense. Je ne pouvais songer à résoudre le problème par l'observation directe ou l'expérience. J'en suis donc réduit à tirer des conjectures des faits relatés dans cet exposé.

Il en est deux qui dominent tous les autres : 1° Les dinospores sont dépourvues de tout pigment assimilateur et de dépression buccale. Leur existence dans l'eau de mer ne peut être qu'éphémère. 2° Les parasites les plus jeunes se présentent sur les Fritillaires à l'état d'éléments de résistance.

Il est très peu vraisemblable que ces kystes se forment au moment même où le parasite prend contact avec son hôte. Leur formation doit être beaucoup plus précoce, et peut-être suit-elle même de près le moment de la libération des spores. La figure 24 montre par exemple un *Apodinium* dont la cellule proximale complètement altérée porte adhérents, à sa surface, trois kystes dont l'un à deux éléments, formés sur place. Pour ne pas multiplier les conjectures, j'émettrai tout de suite l'hypothèse qui me semble la plus probable quant au sort des dinospores. Celles-ci, après

leur dispersion, vivent un certain temps à l'état libre et mobile. Elles subissent une ou plusieurs divisions, au cours desquelles elles passent de l'état binucléé à l'état uninucléé, phénomène qui aurait la valeur d'une réduction chromatique quantitative, puis copulent deux à deux.

Le zygote s'enkyste et s'il se trouve amené au contact d'une Fritillaire, dans les conditions probables que j'ai exposées et discutées plus haut, il s'y fixe et pousse son pédoncule.

Cette hypothèse trouve un appui sérieux dans les observations que Duboscq et Collin (1910) ont faites sur le flagellé gymnodiniforme parasite des Tintinnides, qu'ils ont étudié à Cette.

Cycle sporogénétique dans le pharynx et l'intestin de l'hote. — Le cycle que nous venons de suivre est celui qu'effectuent la majorité des *Apodinium* fixés sur une Fritillaire. Il s'accomplit tout entier à l'extérieur de l'hôte. Mais il est une autre évolution dont une partie a lieu dans le pharynx de l'appendiculaire, et à laquelle sont prédestinés certains individus de par la situation qu'ils occupent sur l'hôte. Ce sont de ces individus, comme ceux que représentent les figures 9 et XII qui sont fixés assez près du spiraculum droit pour que lorsque joue le courant respiratoire droit-gauche, ils soient aspirés dans le pharynx à travers l'orifice.

J'ai pu observer une fois, pendant près de trois quarts d'heure, un de ces individus, celui de la figure 28, qui, lors d'un renversement du courant, se trouvait violemment rejeté hors du pharynx, puis happé de nouveau non moins brusquement. En fin de compte, il s'est détaché de son pédoncule au point d'insertion sur celui-ci et fut entraîné dans le pharynx où il vint s'arrêter dans le cul-de-sac latéral gauche, ayant suivi exactement le cours des grains de carmin dans l'expérience que j'ai rapportée au début de ce chapitre (fig. XIII). Mais le grain de carmin, particule minime, lorsqu'il n'est pas retenu par les cils du plancher pharyngien et entraîné par eux vers l'estomac, se trouve expulsé par le spiraculum gauche. Le parasite, beaucoup plus gros, vient se coincer dans l'espace surbaissé du sinus pharyngien latéral.

Je n'ai assisté à ce phénomène qu'une seule fois, mais il est facile de se convaincre qu'il se reproduit très fréquemment. Nombreuses, on le sait, sont les Fritillaires où l'on observe, couchés vers le spiraculum droit, des pédoncules décapités dont l'extrémité libre est plus ou moins engagée dans le détroit branchial. Si celles où l'on peut observer le parasite en place dans le sinus pharyngien gauche sont plus rares, cela tient à deux

causes au moins. Cela tient d'abord à ce que, probablement, tous les *Apodinium* entraînés dans le pharynx ne s'y trouvent pas retenus, surtout lorsqu'ils sont de petite taille; en plus, à ce qu'un parasite coincé dans le sinus pharyngien ne l'est pas toujours assez solidement pour qu'une secousse un peu violente ne puisse l'en chasser. Ce n'est pas là, on va le voir, une pure supposition. En novembre 1906, lors des arrivées de Fritillaires, je pêchais avec deux filets, l'un à large ouverture, à poche en mousseline, à mailles larges, l'autre, beaucoup plus fermé, à poche longue, en linon, à mailles fines. La filtration de l'eau étant naturellement plus lente dans le second filet, le choc des animaux et la pression qu'ils subissaient contre la poche étaient plus faibles que dans le premier engin. Or, j'ai noté le 22 novembre 1906 que toutes les Fritillaires, 9 en tout, qui présentaient des *Apodinium* pharyngiens, provenaient du filet le plus fin. Et cependant, j'ai examiné ce jour-là un nombre beaucoup plus considérable de Fritillaires de la pêche au filet de mousseline, parce que celui-ci, filtrant beaucoup, en avait pris en très grande quantité.

Quelle est la destinée des parasites arrêtés dans le pharynx ? L'examen de la figure 29 permet de répondre effectivement à cette question. Elle montre un *Apodinium* dessiné en place dans le sinus pharyngien droit, et qui ne diffère pas des parasites externes au terme de leur croissance. On y voit encore la trace de l'insertion pédonculaire. La position de la masse nucléaire indique une prochaine bipartition. Le vestige de l'insertion pédonculaire est une preuve que nous avons bien affaire à un parasite externe détaché, preuve qui n'est pas superflue, car chez les parasites pharyngiens, la forme du corps se modifie notablement. L'insertion pédonculaire s'efface, le galbe conique de la région postérieure devient ellipsoïdal, sans que toutefois il devienne impossible de distinguer les deux extrémités. Chez les parasites avancés dans leur développement, le corps a une tendance à s'allonger fortement, mais le mécanisme de la sporulation reste fondamentalement le même. Ainsi l'*Apodinium*, dont la forme est particulièrement allongée, se trouve à un stade à peu près exactement superposable (I_3-1-2-4) à celui du parasite externe de la figure 21. Il est vraisemblable que les éléments épars à ses côtés dans le pharynx en sont issus. Je n'ai cependant pas vu de vestiges de la coque qui devait les contenir. Il se peut que les coques crevées soient ici entièrement caduques, n'étant plus retenues au niveau de l'insertion pédonculaire, et qu'elles puissent être éliminées, comme elles le sont chez les *Blastodinium* des Copépodes.

Je tiens d'ailleurs à attirer dès maintenant l'attention sur l'homologie saisissante que l'on peut établir sous tous les rapports, entre un parasite pharyngien, comme celui de la figure 29 et les *Blastodinium* du tube digestif des Copépodes au début de leur sporogénèse.

Les spores immatures dispersées dans le pharynx sont vraisemblablement évacuées par le spiraculum gauche. C'est là, du moins, car je n'en ai pas de preuve objective, l'hypothèse que suggère la connaissance du jeu des courants respiratoires de l'hôte. Voici cependant une observation qui semble aller à l'encontre de cette hypothèse. Une Fritillaire hébergeant un *Apodinium* pharyngien en sporogénèse, montrait dans son œsophage une série de sept dinospores, d'une forme presque parfaite, entraînées vers l'estomac. Mais il se peut que ces dinospores aient été entraînées par un courant gauche droit, ou antéro-postérieur dans la région médiane du pharynx et de là, par le plancher cilié, dirigées vers l'œsophage. Je les ai vues arriver dans l'estomac, y demeurer sans subir d'altération manifeste avant que l'hôte en montrât lui-même du fait du confinement. En dehors de ce cas, je n'ai jamais observé de spores d'*Apodinium* dans le tube digestif des Fritillaires.

Mais si rare qu'il puisse être, ce circuit des spores d'*Apodinium* n'en est pas moins une condition des plus favorables à une adaptation future de ces organismes au parasitisme intestinal chez *Fritillaria pellucida*.

Apodinium rhizophorum CHATTON 1912

Fig. 31-34, pl. III

Apodinium rhizophorum CHATTON (1912, p. 88, fig. 3).

Type de l'espèce parasite d'*Oikopleura cophocerca* GEGENB., Banyuls-sur-Mer, Automne. Fig. 31-34, pl. III.

L'HOTE. — Le 3 octobre 1908, un essaim de ces Appendiculaires fit son apparition dans la baie de Banyuls, où jusqu'alors je n'en avais rencontré çà et là que de rares individus solitaires.

J'ai revu à Villefranche un assez grand nombre de ces Appendiculaires les 2 et 5 avril 1911, mais aucune n'était parasitée. C'est seulement sur les *Oikopleura* de l'essaim de Banyuls que se trouvait *Apodinium rhizophorum*. Autant que l'on en peut juger par de si rares observations, ce parasite ne semble pas se présenter sur son hôte aussi constamment qu'*Apodinium mycetoïdes* sur les Fritillaires.

Le matériel dont j'ai disposé pour son étude fut très restreint et sans

la connaissance assez complète que j'avais de l'espèce précédente, je n'aurais pas pu comprendre la morphologie et la reproduction, et encore moins me faire la moindre idée des affinités du parasite d'*Oikopleura cophocerca*. Je n'ai, en effet, observé ni individus très jeunes, ni individus près de sporuler. La forme des spores m'est donc inconnue. Je pense néanmoins que l'on ne pourra élever de doutes sur l'étroite parenté du parasite des Oikopleures avec celui des Fritillaires. L'étude détaillée que je viens de consacrer à ce dernier me permettra de limiter l'exposé qui va suivre à une brève comparaison des deux formes.

Situation et organisation du parasite. — Tous les *Apodinium rhizophorum* observés étaient fixés sur la queue des *Oikopleura* par le moyen d'un pédoncule à partie libre très réduite, mais à rhizoïdes internes très développés. Le corps est piriforme, mais d'un galbe plus élancé que celui d'*A. mycetoides*. Il atteint aussi un volume plus considérable. Le plus petit des individus mesurait 60 μ selon son grand axe, et 35 μ selon son plus grand diamètre, le plus grand 110 μ et 60 μ suivant les mêmes dimensions.

Mais on verra que chez cette espèce la région proximale du corps est constituée par une ou plusieurs loges complètement vides, et sous le rapport de leur masse cytoplasmique les deux espèces d'*Apodinium* s'équivalent sensiblement.

Structure du pédoncule. — Le pédoncule d'*A. rhizophorum* est d'une structure plus complexe que celui d'*A. mycetoides*. Il y a lieu d'y distinguer trois parties : la columelle, la cupule et les rhizoïdes.

La columelle et la cupule ne sont en réalité qu'une seule et même pièce, celle qui est externe au corps de l'appendiculaire.

La columelle elle-même est une tige robuste de 35 μ de long sur 3 à 4 μ de diamètre moyen. Elle est rarement cylindrique ; les figures en montrent différentes variétés de forme. Cette columelle est constituée par une substance réfringente qui me paraît analogue à celle qui constitue la gaine pédonculaire d'*A. mycetoides*. Elle est parcourue par un canal central très fin qui se continue dans les rhizoïdes, mais qui paraît disparaître, en s'effilant, du côté du corps. La columelle n'atteignait le corps cytoplasmique sur aucun des parasites examinés. Elle lui était reliée par un tube à paroi mince et membraneuse à contenu hyalin. La paroi de ce tube paraît en continuité avec la très mince pellicule qui recouvre la columelle. Il y a là, on le voit, quelque chose de beaucoup plus compliqué que dans l'espèce précédente. La complexité

n'est pas moindre à l'autre extrémité de la columelle. Celle-ci s'effile brusquement en un col étroit, qui aboutit à une cupule dans le fond de laquelle il s'ouvre par un orifice. La cupule a une paroi épaisse et un col rétréci. Sa cavité est directement en continuité avec celle de l'axe pédonculaire. Du col de la cupule émerge un tronc, qui est l'origine du système des rhizoïdes. C'est aussi le point précis où ceux-ci pénètrent dans le corps. Ce tronc est d'ailleurs quelquefois bifurqué dès son origine. Il est constitué par un tube de 1 μ.5 de diamètre à paroi relativement mince, protégeant un axe cytoplasmique central. On se souvient que chez *A. mycetoides*, cet axe cytoplasmique est complètement nu. Une autre différence entre les deux espèces est qu'ici les rhizoïdes présentent plusieurs bifurcations dont les branches sont d'importance fort inégale. Il n'y a cependant jamais plus de cinq ou six branches à un même système. Elles vont et se terminent en s'effilant progressivement, entre les faisceaux musculaires de la queue ou même à leur intérieur.

On conçoit que le parasite soit solidement attaché à l'hôte par cet appareil, mais il jouit d'une certaine liberté d'oscillation autour du condyle.

Structure du corps. — Le corps protoplasmique diffère à première vue de celui d'*Apodinium mycetoides* par une définition beaucoup moins accusée des éléments de sa structure. C'est ainsi que les noyaux y sont tout à fait invisibles sur le vivant. Il n'est cependant point douteux qu'ils soient au nombre de deux dans chaque cellule, car l'aspect de celles-ci témoigne nettement d'une structure biénergide. Dans les figures 31-32, on reconnaît cette plage de granules réfringents qui, chez *A. mycetoides*, marque la région intermédiaire aux deux masses nucléaires.

De part et d'autre de cette plage, on voit bien des espaces clairs, quelquefois à peine granuleux, qui correspondent peut-être aux noyaux. Mais n'ayant pu faire de colorations de ces organismes, même d'une manière extemporanée par le vert de méthyle acétique, je n'affirmerai point qu'il ne s'agisse pas là de lacunes aqueuses, les deux noyaux étant confondus, soit avec ces lacunes, soit avec le cytoplasme. Mais, je le répète, on peut déduire à coup sûr leur dualisme de la répartition des substances cytoplasmiques dans les éléments cellulaires du parasite.

Sporogénèse. — De l'évolution, peu de stades se sont présentés à moi. L'un des plus jeunes est représenté par la figure 31 et l'on voit qu'il a déjà dépassé de beaucoup la période d'accroissement végétatif. Son corps cytoplasmique est en voie de division et cette division qui est comme chez

A. mycetoides nettement transversale, s'accomplit encore à l'intérieur d'une coque qui s'insère à l'extrémité distale de la columelle. Cette division n'est pas la première qu'ait subi le parasite. On remarque, en effet, qu'à la columelle sont attachés les vestiges de deux autres coques, qui s'insèrent l'une à l'extrémité proximale de la columelle, l'autre vers son milieu. Ces coques sont réduites à une collerette membraneuse qui, du côté du bord libre, se réfléchit deux fois sur elle-même vers l'extérieur, par deux plis très marqués. Cette duplicature régulière de la collerette dont la cause et le mécanisme m'échappent, est un phénomène à peu près constant chez *A. zhizophorum*, et qui n'existe point chez *A. mycetoides*.

La figure 31 montre bien cette duplicature de la première coque. Dans la figure 32, on voit que la première coque est simplement retournée et fripée, la seconde et la troisième sont encore en situation normale, comme le sont aussi les cinq coques emboîtées de l'individu représenté en 32.

Mais ce qui différencie, bien plus encore que ce mode de réflexion des coques, les deux espèces d'*Apodinium*, ce sont les rapports de ces coques entre elles. Chez *A. mycetoides*, toutes les collerettes s'insèrent au même point, à l'extrémité du pédoncule. Il en résulte qu'elles sont étroitement adhérentes par leurs fonds, tandis qu'elles se séparent vers leurs bords libres. Ces rapports sont exactement inverses chez *A. rhizophorum*. Les coques s'insèrent indépendamment les unes des autres, à intervalles quasi réguliers, tout le long de la columelle. Elles forment ainsi, avec la columelle pour axe, un système de loges très comparable non seulement par sa disposition, mais aussi par son mode d'édification à celui que présente la coquille cloisonnée des céphalopodes tétrabranchiaux.

Il est manifeste que cet agencement des coques est le fait de l'allongement continu de la columelle durant la sporogénèse. Le peu de stades différents de la sporogénèse que j'ai pu examiner suffit à montrer que celle-ci s'effectue par un mécanisme indentique à celui que nous connaissons chez *A. mycetoides*. Le parasite 32 est au même stade que l'individu 11 d'*A. mycetoides* : stade I_2-1-2. Il n'y en avait pas de plus avancés.

Comparaison avec *A. mycetoides*. — Entre *A. mycetoides* et *A. rhizophorum*, il n'y a que d'insignifiantes différences d'organisation. L'une d'elles cependant est à retenir au point de vue qui nous occupe. Il s'agit de la discontinuité qui s'établit dans la partie distale de la columelle entre l'axe du système pédonculaire et le cytoplasme du corps, chez

A. rhizophorum. On se souvient qu'à ce niveau cet axe s'évanouit en s'amincissant progressivement. C'est du moins l'apparence que fournit le seul examen sur le vivant. Peut-on en conclure que l'axe du système pédonculaire ne peut jouer aucun rôle dans la nutrition du parasite ? Il ne me semble pas. L'existence même de cet axe ne peut se concevoir sans que l'on admette qu'il est en continuité effective avec le cytoplasme ou pour le moins qu'il l'a été pendant toute la période du développement, où il s'est lui-même accru.

Nous ne connaissons rien de la nature de la substance qui constitue la columelle ni du rôle qu'elle peut jouer dans le transport des nutriments. Tout, d'autre part, dans l'organisation du parasite, dans son évolution et dans ses rapports avec l'hôte plaide en faveur d'une interprétation de son parasitisme, identique à celle que nous a suggérée l'étude d'*A. mycetoides*. Je n'ai pas constaté que les fibrilles musculaires de la queue cotoyées par les rhizoïdes fussent altérées. La nutrition se ferait donc aux dépens des sucs interstitiels.

Conditions d'existence et parasitisme des Apodinium

I. Nutrition.

J'ai qualifié d'externe le parasitisme des *Apodinium* fixés sur le champ ventral péribranchial des Fritillaires, et d'interne celui des individus retenus dans le pharynx, voulant exprimer par là seulement des rapports d'ordre topographique. C'est surtout de rapports physiologiques, trophiques, dont nous avons à nous occuper maintenant.

Pénétration des rhizoïdes dans la glande pharyngienne. — J'ai dit sans y insister que le pédoncule des *Apodinium* externes pénétrait profondément dans le corps des Fritillaires. Chez un certain nombre d'individus, les deux branches terminales du pédoncule se terminent en pleine substance anhiste, mais chez beaucoup d'autres, elles atteignent la glande pharyngienne et les cellules endostylaires dans lesquelles elles s'engagent en s'y pelotonnant parfois (fig. 29).

Leur présence ne paraît d'ailleurs provoquer aucune altération structurale de ces cellules, bien que manifestement elles ne se comportent pas comme de simples crampons.

Role absorbant des rhizoïdes. — Qu'ils se comportent comme des organes absorbants, cela ne fait point de doute et l'on peut en donner comme preuves : leur pénétration profonde, souvent au sein même des

cellules ; la croissance du parasite consécutive au développement des rhizoïdes, l'amas de granules cytoplasmiques qui se trouve dans le corps au voisinage de l'insertion pédonculaire, et qui témoigne d'une activité élaboratrice localisée en ce point ; la résorption de ces grains au cours des segmentations du trophocyte, la faculté d'accroissement prolongé du trophocyte opposée à la division rapide, sans accroissement notable de volume, du gonocyte et des sporocytes, et enfin l'absence chez le parasite d'un pigment assimilateur qui lui permette une existence indépendante.

La seule hypothèse à opposer à la conception que je viens d'exposer est celle-ci : les formes externes pourraient trouver les éléments de leur nutrition au contact même de la tunique, ou de la coque, par une absorption d'éléments solubles émanés des substances qui constituent ces parties. Cette hypothèse ne rend pas compte de la polarité accentuée des *Apodinium* et des particularités de leur sporogénèse qui lui sont liées.

Nutrition des formes pharyngiennes. — Par contre, il semble que l'évolution des formes pharyngiennes puisse fournir un appui à cette seconde hypothèse. Comment expliquer en effet que celles-ci conservent, après s'être détachées de leur pédoncule, cette polarité que nous avons tendance à attribuer précisément au rôle important, joué par cet organe dans la nutrition du parasite ?

Sans avoir à faire intervenir ici rien qui ressemble à l'hérédité des caractères acquis, étant donné qu'une forme pharyngienne et la forme externe dont elle provient sont un seul et même individu, nous pouvons penser qu'un caractère aussi accentué que la polarité des *Apodinium* ne peut se modifier pendant le temps toujours court de l'évolution pharyngienne, d'autant que cette évolution ne se reproduit vraisemblablement pas chez tous les individus d'une même lignée. La cellule distale conserve donc la propriété d'assimiler et de croître, et si elle peut le faire sans l'intermédiaire de ses rhizoïdes, c'est qu'elle se trouve dans le pharynx au contact même des substances que de l'extérieur elle puisait à travers la tunique, le plus souvent dans la glande pharyngienne. Le parasite se trouve en effet dans le sinus pharyngien gauche, tout à côté de la glande pharyngienne, qui, périodiquement, y déverse ses produits, et il les absorbe directement.

Abstraction faite de l'évolution pharyngienne qui n'est somme toute dans le cycle d'*Apodinium mycetoïdes* que la conséquence d'un accident, ce qui ne lui enlève rien de son intérêt, le parasitisme de ce Péridinien peut être défini comme « parasitisme intracellulaire (cas de la

glande pharyngienne) ou intercellulaire (*A. rhizophorum*) médiat ».

Ce mode est peu répandu chez les Protozoaires. On n'en peut guère trouver l'équivalent que chez les grégarines polycystidées sédentaires à épimérite très développé : Actinocephalides, Stylorhynchides, Dactylophorides. Il est, au contraire, très répandu chez les Protophytes, particulièrement chez les Chytridinées et les Laboulbéniacées.

Je m'étendrai plus longuement sur ce point de parasitologie générale dans le chapitre de ce mémoire consacré aux caractères généraux du parasitisme des Péridiniens.

II. Reproduction.

La palisporogénèse, unique mode de reproduction. — La reproduction paraît ne comporter qu'un seul mode : la sporogénèse. Ici, non plus que chez les *Oodinium*, le parasite ne semble capable de se multiplier par simple division binaire dont les deux produits, ou l'un d'eux seulement pourraient se fixer à nouveau sur l'hôte. Il est fort possible cependant que le gonocyte puisse, dans certains cas, se libérer entier. Mais rien ne nous permet de dire qu'il puisse adhérer tel quel à une autre appendiculaire et pousser un pédoncule. Je pense que cette cellule est perdue pour la reproduction de l'espèce si elle ne subit pas à l'état libre une série de divisions sporogénétiques semblables à celles qu'elle eût produite si elle était restée liée à la souche. Notons d'ailleurs que dans l'un et l'autre cas, elle se trouve exactement dans les mêmes conditions, c'est-à-dire privée des moyens de se nourrir. Ce que je viens de dire de la cellule distale me semble vrai pour toutes les cellules d'*Apodinium*, qui se libèrent avant d'avoir subi la série complète des divisions sporogénétiques. Nous avons vu que le trophocyte lui-même pouvait dans certains cas quitter son pédoncule avant de s'être divisé (fig. 26). Il serait fort intéressant de savoir comment dans ce cas il se comporte à l'état libre. Je ne serais pas étonné d'apprendre qu'après une ou deux divisions à produits hétérodynames, l'homodynamie des cellules filles se rétablisse rapidement du fait de la suppression de la nutrition polaire.

La palisporogénèse est dérivée de la division binaire simple. Ses avantages pour l'espèce et pour l'individu. — La sporogénèse des *Apodinium*, bien qu'elle soit d'un degré de complexité plus élevé que celle des *Oodinium*, n'est elle-même qu'une division binaire répétée sans croissance intercalaire. Elle procède donc du mode habituel de reproduc-

tion des Péridiniens libres, où l'on trouve aussi tous les passages de la division binaire à la sporulation.

Mais si au point de vue morphologique, il n'y a qu'une différence minime entre ces différents modes, la sporogénèse itérative est au point de vue de l'exploitation de l'hôte et du rendement génétique, d'un bénéfice considérable pour les *Apodinium*. Le parasite arrivé au terme de sa croissance, au lieu de perdre contact avec son hôte, comme fait un *Oodinium*, et de cesser ainsi toute vie végétative pour se résoudre en une poussée de spores unique, ce parasite, par son trophocyte, continue à tirer parti de son hôte, à se nourrir et à s'accroître, tandis que par ses cellules distales successives il produit de nombreuses poussées sporogénétiques, qui sont pour lui un puissant moyen d'expansion. Et ce moyen est d'autant plus puissant, que les spores sont plus nombreuses, et que leur production non simultanée multiplie les chances que quelques unes d'entre elles ont de rencontrer les conditions nécessaires à leur développement.

La pal'sporogénèse réalise ainsi non seulement un perfectionnement avantageux pour l'espèce, mais aussi pour l'individu. Chez un *Oodinium*, l'existence de l'individu prend fin avec la reproduction. Chez un *Apodinium*, elle peut se prolonger, au moins en théorie, tant que l'hôte offre des conditions favorables au parasite. Mais que l'on ne me reproche pas ici de me payer de mots et de faire de l'anthropocentrisme en assimilant l'individu d'*Apodinium* à l'individu métazoaire supérieur. Il y a des degrés dans l'individualité, et c'est un des plus bas dans l'échelle que nous offre le cas des *Apodinium*. C'est précisément là son intérêt.

Genre **PARAPODINIUM** n. gen.

Fig. 35, pl. III.

Espèce type du genre : *Parapodinium stylipes* n. sp. (Fig. 35, pl. III).

Je crée ce genre pour un parasite qui offre d'étroites affinités avec les *Apodinium*, mais qui en diffère par la structure plus simple de son pédoncule.

Parapodinium stylipes n. sp.

Type de l'espèce fixé sur le tégument d'*Oikopleura dioïca* Fol., à Banyuls-sur-Mer, Printemps. Fig. 35, pl. III.

J'ai observé une seule fois ce parasite au mois de mai 1907 à Banyuls-

sur-Mer. Il était représenté par quatre individus, tous au même stade, fixés sur la queue d'*Oikopleura dioïca*, et qui rappelaient beaucoup par leur aspect général les *Apodinium*.

Comme chez ceux-ci, le corps, piriforme, mesurant jusqu'à 60μ de long sur 30μ de large, est porté sur un pédoncule. Mais ce pédoncule est une simple tigelle rigide, pleine, plus courte que le corps, et qui, au lieu de pénétrer le tégument de l'hôte et de s'y ramifier, s'écrase légérement à sa surface en un petit disque adhésif.

Le corps est comme chez les *Apodinium* protégé par une mince cuticule lisse et continue, il est creusé d'une vaste lacune aqueuse qui rejette le cytoplasme pariétalement. Les noyaux ne sont pas visibles *in vivo*. Il semble qu'ils soient au nombre de deux, à en juger d'après la disposition même du cytoplasme. Ces individus ne présentaient aucun indice d'une sporulation prochaine.

Klebs (**1912**) a décrit un Péridinien libre sessile, porté sur un pédoncule rigide : *Stylodinium globosum*. C'est un organisme pigmenté, à nutrition holophytique, auquel son pédoncule ne sert probablement que de support.

II. PARASITES A SIÈGE INTESTINAL

Ce sont deux espèces du genre *Gymnodinium*, parasites plus ou moins douteux, les genres *Blastodinium* et *Schizodinium*, parasites des Copépodes pélagiques et le genre *Haplozoon*, parasite des Annélides benthiques. C'est aussi en tête de ce chapitre qu'il faut rappeler les observations relatives au pseudoparasitisme des *Prorocentrum* chez les Echinodermes. (V. p. 5).

Genre **GYMNODINIUM** (?) Stein **1878**

Peridinium Ehrenberg (**1830**).
Oxyrrhis Poche (**1903**).
non *Oxyrrhis* Dujardin (**1841**).

Espèce type du genre *Gymnodinium fuscum* (Ehrenberg).

Gymnodinium fuscum (Ehrenberg)

Je rappelle ici l'observation que fit Perty (**1852**), de *Gymnodinium fuscum* (?) dans une planaire (*Gen. sp.* ?) fait relevé et interprété par Maggi (**1880**) comme du parasitisme.

Gymnodinium parasiticum Poche 1903, non V. Dogiel 1906 *b*

Oxyrrhis parasitica Poche (1903, p. 344, pl. I, fig. 18-24).

Parasite dans les canaux gastrovasculaires des siphonophores : *Cucubalus Kochi* (Will.), *Monophyes gracilis* Claus, et *Halistemma tergestinum* Claus. Golfe de Trieste. Toute l'année.

J'ai développé p. 25 les raisons qui m'ont fait distraire du genre *Gymnodinium* tous les genres chez lesquels l'adaptation au parasitisme a retenti profondément sur la forme et l'habitus des stades végétatifs, et en a fait un tronçon du cycle très distinct des éléments libres ou dinospores.

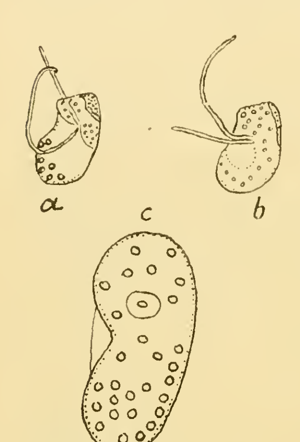
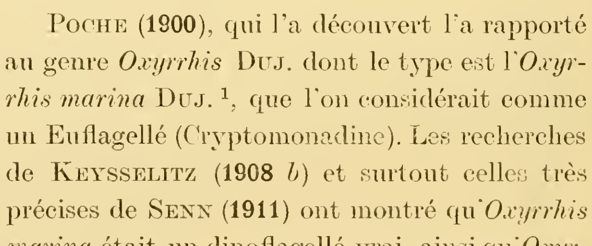


Fig. XVI. im Poche (190`). *Gymnodinium* (*Oxyrrhis*) *parasiticum* (Poche). *a* et *b* individus dessinés *in vivo* (× 1500); *c*, individu coloré au Romanowski « type de l'espèce » (× 2000.)

Quoique les conditions dans lesquelles il a été rencontré permettent de penser que l'organisme dont il s'agit ici est véritablement un parasite, nous ne trouvons chez lui aucun de ces caractères adaptatifs. Il vit et se multiplie dans la cavité gastro-vasculaire des siphonophores sous une forme gymnodinienne qui n'est nullement altérée.



Poche (1900), qui l'a découvert l'a rapporté au genre *Oxyrrhis* Duj. dont le type est l'*Oxyrrhis marina* Duj. [1], que l'on considérait comme un Euflagellé (Cryptomonadine). Les recherches de Keysselitz (1908 *b*) et surtout celles très précises de Senn (1911) ont montré qu'*Oxyrrhis marina* était un dinoflagellé vrai, ainsi qu'*Oxyrrhis parasitica*, mais qu'il manquait à ce dernier les caractères essentiels du genre *Oxyrrhis* : situation postérieure de la bouche et des sillons individualisation de ceux-ci, existence d'un promontoire les séparant.

Le parasite des siphonophores revient donc provisoirement au genre *Gymnodinium*.

D'après Poche, ce parasite nage librement dans les canaux du stolon, où il vit en compagnie du *Trypanophys Grobbeni*. On ne le rencontre pas avec ce dernier dans les cloches natatoires. Il est commun dans les trois espèces, un peu moins dans la troisième que dans les deux autres.

1. Au même genre a été rapporté un flagellé parasite de l'algue pélagique *Phæocystis Poucheti* (Hariot) que Senn (1911) se refuse à considérer comme un Dinoflagellé. Ce flagellé avait été considéré par Pouchet comme la zoospore de l'algue. Scherffel (1900) et Ostenfeld (1904) ont démontré qu'il s'agit d'un organisme autonome.

Il y est plus abondant lorsque les animaux sont en bon état que lorsqu'ils sont altérés (ce qui semble bien indiquer qu'il en est un parasite normal).

Le corps est réniforme mesurant au maximum 12 µ 1 sur 5 µ 2. Dans le hile de ce rein se trouve la bouche et s'insèrent les flagelles, inégaux, dont l'un est assimilable au flagelle axial et l'autre au flagelle transversal des Péridiniens. Le cytoplasme contient des liposomes réfringents, qui au pôle antérieur peuvent se condenser en une plaque massive.

Noyau vésiculeux à caryosome central.

Scission inconnue.

Genre **BLASTODINIUM** CHATTON 1906

Fig. 26-29, pl. IV; 42-53, pl. V; 54-65, pl. VI; 67-77 *bis*, pl. VII; 78-90, pl. VIII; 92-104, pl. IX; 105-121, pl. X; 122-127, pl. XI.

Blastodinium CHATTON (1906, p. 981).
Blastodinium CHATTON (1908, p. 134).
Blastodinium PAVILLARD (1909, p. 277).
Parasit I. APSTEIN (1911, p. 206).
Blastodinium CHATTON (1911, p. 474).
Blastodinium CHATTON (1912, p. 85).
Blastodinium CHATTON (1914 *a*, p. 191).

Espèce type du genre : *Blastodinium Pruvoti* CHATTON 1906. (V. p. 149).

Sommaire :

(En raison de l'importance de l'exposé consacré à ce genre, l'étude de chaque espèce est précédée de son sommaire.)

HISTORIQUE. EXTENSION DU GENRE.

Dans ma note préliminaire du 10 décembre 1906, j'ai confondu sous le nom de *B. Pruvoti*, deux espèces d'ailleurs très voisines, que j'ai pu par la suite distinguer avec certitude.

L'une est parasite de *Clausocalanus arcuicornis* DANA et de *Clausocalanus furcatus* G. BRADY. C'est à elle que se rapportent les figures 3 et 4 de ma note, qui représentent des individus à développement avancé, et c'est à elle que, pour cette raison, je crois devoir réserver le nom de *B. Pruvoti*.

L'autre espèce est parasite de *Paracalanus parvus* CLAUS, mais elle

se rencontre aussi fréquemment chez les deux *Clausocalanus* précités. C'est en partie à l'interférence des cycles de ces espèces chez les mêmes hôtes que je dois de les avoir confondues. A cette seconde espèce caractérisée principalement par la ligne hélicoïdale de spinules qui orne ses coques, et que j'ai décrite ultérieurement (1912) sous le nom de *B. spinulosum*, se rapportent les figures 1 et 2 de ma note, qui représentent des individus aux premiers stades de leur évolution.

Quant à la dinospore de la figure 5, elle peut être attribuée indifféremment à l'une ou à l'autre des deux formes. Nous verrons en effet qu'à de rares exceptions près les dinospores des *Blastodinium* ne peuvent servir à caractériser les espèces, car elles sont à la fois très semblables de l'une à l'autre, très variables dans la même et au surplus fort difficiles à observer dans des conditions parfaitement normales.

Dans d'autres notes préliminaires, j'ai décrit et sommairement figuré [1] les formes suivantes :

En 1908 :

B. crassum, parasite de *Paracalanus parvus* Cl., de *Clausocalanus arcuicornis* Dana et de *Cl. furcatus* G. Brady.

B. contortum des mêmes hôtes.

B. Mangini, parasite des *Corycæus rostratus* Cl. et d'*Oncaa media* Giesb.

En 1911, montrant que le « Parasit I », signalé par Apstein (1911) chez *Calanus finmarchicus*, *Paracalanus* sp., *Pseudocalanus* sp. *Acartia Clausi* et *Centropages* sp. de la mer du Nord, et de la Baltique méridionale, était un *Blastodinium*, je l'ai identifié à une forme méditerranéenne voisine de *B. contortum* en la désignant sous le nom de *B. hyalinum*.

Enfin, en 1912, j'ai établi la distinction *B. spinulosum* — *B. Pruvoti* et donné la diagnose de la première espèce, parasite de *Paracalanus parvus* et des deux *Clausocalanus*.

J'ai fait connaître en outre :

B. elongatum, parasite de *Scolecithrix Bradyi* Giesbr.

B. navicula, parasite de *Corycæus venustus* Dana.

B. oviforme, parasite d'*Oithona nana* Giesbr., *Oithona plumifera* Baird et *Oithona similis* Cl.

Dans ce mémoire, je n'ajouterai à cette série de formes que deux variétés, l'une de *B. crassum* : *B. crassum inornatum*, de *Paracalanus parvus* et des *Clausocalanus*, l'autre de *B. Mangini*, *B. Mangini oncaa* spéciale

1. Sauf une, *B. hyalinum*.

aux *Oncaa, O. media* GIESBR. et *O. minuta* GIESBR. *B. hyalinum*, que j'avais un moment considéré comme une espèce distincte de *B. contortum*, n'aura plus ici que le rang d'une variété. Je signalerai en outre brièvement quelques formes qu'en raison de leur rareté ou de leurs ressemblances avec les précédentes je n'ai pu caractériser d'une manière satisfaisante.

DIFFICULTÉS DE LA SPÉCIFICATION. STATISTIQUE. — On se rendra compte que, même pour les formes qui paraissent aujourd'hui bien définies, la spécification des *Blastodinium*, qui était à élaborer de toutes pièces, n'allait pas sans de grosses difficultés.

C'était d'abord l'extrême intrication chez un même hôte de stades appartenant à des parasites différents, témoin cette interférence chez les *Clausocalanus* des cycles de six *Blastodinium* : *B. spinulosum*, *B. crassum*, *B. crassum inornatum*, *B. Pruvoti*, *B. contortum*, *B. contortum hyalinum* ; c'était la multiplicité de leurs stades, et la variété concomitante des aspects sous lesquels ils se présentaient. C'était enfin la variabilité de tous leurs caractères. Tout ceci aggravé de l'impossibilité d'élever les Copépodes dans des conditions qui eussent permis de suivre un même parasite tout le long de son développement.

Ainsi, dès le début de mes recherches, la nécessité m'était apparue de suppléer au défaut de la méthode expérimentale par l'usage étendu de la statistique.

Pour un grand nombre de Copépodes parasités, les caractéristiques suivantes ont été relevées : 1° concernant l'hôte : noms générique et spécifique, âge, état des glandes sexuelles, sexe, longueur du céphathorax, coloration ; 2° concernant le parasite : nombre des individus, stades exprimés par la notation dont j'ai exposé le principe au chapitre des *Apodinium*, dimensions en longueur et largeur, type morphologique, coloration, et en plus des observations lorsqu'il y avait lieu.

Cette statistique porte sur 1.324 individus.

Elle a donné des résultats d'ordre qualitatif — comme l'aurait fait aussi et à moins de frais l'observation directe et prolongée d'un même individu, — mais elle a fourni en plus de précieux documents d'ordre quantitatif que celle-ci eût laissé complètement échapper. Les premiers, ce sont : la distinction d'un certain nombre de types morphologiques, la sériation des stades du développement, des notions sur la spécificité parasitaire ; les seconds : pour une forme donnée, considérée en elle-même, la fréquence et la variabilité des principaux caractères, ce qui exprime la valeur taxonomique de ces caractères, la proportion des indi-

vidus aberrants par rapport aux individus normaux, ce qui exprime la variabilité globale, les limites et par conséquent la valeur de l'espèce ; pour cette même forme considérée dans ses rapports avec ses hôtes, des relations numériques entre le galbe et la taille des individus d'une part et d'autre part leur nombre dans l'hôte, la taille de cet hôte, et de plus des pourcentages indiquant le degré de spécificité parasitaire ; encore pour cette même forme considérée dans ses rapports avec le milieu, un aperçu de ses variations saisonnières, exprimé par la fréquence des individus et des divers stades aux différentes saisons.

Il est une notion que cette statistique ne fournit pas, c'est ce que l'on pourrait appeler *les indices d'infection* des Copépodes, c'est-à-dire les pourcentages d'individus de chaque espèce parasités par les diverses espèces de *Blastodinium*. Le travail de dénombrement auquel il eût fallu se livrer chaque jour pour que les chiffres à obtenir eussent quelque valeur, était hors de proportion avec l'intérêt qui pouvait s'attacher à la connaissance de ces indices. J'ai fait cependant plusieurs dénombrements dont les résultats seront consignés à leur place dans ce chapitre.

Les Copépodes étaient placés, dans très peu d'eau pour les empêcher de se déplacer, sur une lame marquée au diamant de stries transversales, écartées d'un peu moins du diamètre d'un champ de microscope, au grossissement de 30 diamètres. Je comptais en faisant défiler tous les segments de la lame successivement sous l'objectif.

Mais, sauf ces rares exceptions, je me suis contenté d'user de mentions : nombreux, rares, assez rares, etc., et qui traduisent d'une manière suffisamment approximative les variations quotidiennes et saisonnières de l'infection.

D'ailleurs, les résultats fournis par la statistique n'ont eux-mêmes, malgré leur forme arithmétique qu'une valeur relative, de nombreux facteurs, surtout d'ordre subjectif, intervenant pour les fausser.

Ainsi lorsqu'on examine le produit d'une pêche, pour y rechercher les copépodes parasités, à moins que l'on ne regarde tous les individus successivement — ce qui est fastidieux, vu le faible pourcentage d'infectés — l'attention est d'abord attirée par les parasites de grande taille et de couleurs brillantes, tandis que lui échappent les formes incolores et de taille réduite.

De ce fait, la statistique accuse un chiffre de *Blastodinium* pigmentés trop élevé par rapport à celui des incolores. Cette erreur n'est cependant pas restée sans compensation, car en 1907 et 1908, j'ai consacré de nom-

breuses journées à la recherche spéciale des parasites incolores et de petite taille, dans l'espoir, d'ailleurs déçu, de rencontrer les tout premiers stades de l'évolution parasitaire.

Mais cet exemple montre que l'on ne doit pas donner ici de chiffres sans les commenter, dût-on reconnaître que dans certains cas leur signification s'en trouve complètement dénaturée.

A la statistique, et la complétant dans une large mesure, se trouve annexée une collection de croquis ou de dessins à la chambre claire, représentant au moins les contours des parasites avec leurs coques. Au début de mes recherches, presque tous les parasites indifféremment étaient ainsi figurés. Mais dès qu'un certain nombre de types furent reconnus qui communément se répétaient à peu près rigoureusement superposables, seules furent dessinées les formes qui s'en écartaient par quelque caractère.

ICONOGRAPHIE. — Les parasites étaient figurés soit contenus dans l'hôte, quand celui-ci était assez transparent, ou lorsque leur nombre ou leur masse ne gênait point leur observation, soit extraits du Copépode par dilacération. Comme cette opération ne va pas sans aléa, les formes intéressantes étaient toujours préalablement dessinées en place. Dans presque tous les cas, la compression entre lame et lamelle, qui modifie considérablement le galbe des parasites, a été évitée. Tous les parasites représentés dans les planches ont été dessinés après leur extraction du Copépode.

Les différents *Blastodinium* supportent inégalement bien le contact direct de l'eau de mer. Certaines formes bien colorées s'y montrent indifférentes. *B. spinulosum B. crassum* et *B. contortum* continuent même à se segmenter. Au contraire, *B. Mangini* s'altère très rapidement. Cette altération rapide est la règle chez les formes incolores et en rend la figuration finie fort difficile. Chez toutes les formes d'ailleurs, le contact de l'eau de mer a pour effet presque immédiat une contraction des cellules qui les constituent, de sorte que ces cellules qui, dans le parasite normal, semblent associées en lames cellulaires aussi denses, aussi solidement agrégées que le sont les épithéliums, apparaissent après l'extraction formées de cellules, arrondies et simplement juxtaposées, comme le sont des billes dans un sac.

On ne s'étonnera donc pas que ce soit cet aspect que mes dessins reproduisent presque toujours. Il ne modifie d'ailleurs en rien l'allure et les caractères généraux du parasite.

Il y aurait eu grand intérêt à exécuter tous les dessins de *Blastodinium* à la même échelle. Mais il en serait résulté ou bien que les grosses espèces

eussent occupé une place énorme, ou bien que les images représentant les petites eussent été trop réduites pour y faire figurer les détails de structure. J'ai donc adopté pour les moyennes et petites espèces le grossissement de 360 et pour les grosses le grossissement de 250 diamètres.

Tous ces dessins ont été faits dans des conditions comparables. Mais, selon que l'éclairage du champ microscopique était plus ou moins intense, les contours cellulaires apparaissaient plus ou moins vifs, et plus ou moins ombrés. C'est à cela que tiennent des différences comme celles que l'on constate par exemple entre les dessins 78 et 90, pl. VIII.

Plan de l'exposé. — L'étude du genre *Blastodinium* comprendra d'abord l'étude des espèces. Comme la structure cytologique est la même chez toutes, comme leur mode d'existence et l'action qu'elles ont sur leurs hôtes ne varient pas non plus de l'une à l'autre, nous en traiterons dans deux chapitres spéciaux. Un cinquième chapitre sera consacré à l'examen de leurs relations mutuelles, d'où nous tirerons une conception générale du genre.

Blastodinium spinulosum Chatton 1912

Fig. 38, pl. IV; 43-49, pl. V; 105-113, pl. X.

B. Pruvoti pro parte Chatton (1906, p. 981, fig. III et IV).
B. Pruvoti pro parte Chatton, (1908, p. 135).
B. spinulosum Chatton (1912, p. 89).

Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* Cl., à Banyuls-sur-Mer. Eté. Automne. Fig. 38, pl. IV, et fig. 43-49, pl. V.

Sommaire

Hotes. Indice d'infection. — Ce *Blastodinium* parasite également deux autres Calanides : *Clausocalanus arcuicornis* Dana et *Clausocalanus furcatus* G. Brady.

Chez *Paracalanus parvus*, on rencontre aussi *B. crassum*, et sa variété *inornatum*, *B. contortum* et sa variété *hyalinum* ; chez les *Clausocalanus* : *B. crassum* et *B. crassum inornatum*, *B. contortum*, *B. contortum hyalinum*, et enfin *B. Pruvoti* [1].

Mais c'est une règle à laquelle je n'ai trouvé aucune exception certaine [2], que deux *Blastodinium* d'espèces différentes ne parasitent jamais en même temps un même copépode.

Le parasite des *Clausocalanus* diffère de celui de *Paracalanus parvus* par sa taille moyenne plus élevée, son galbe plus épaissi, et sa pigmentation. Mais il existe entre les deux formes une série complète de passages. Nous lui consacrerons une courte étude spéciale après avoir décrit *B. spinulosum* chez *Paracalanus parvus*.

Je me contenterai pour l'instant de donner une idée de la fréquence relative des différentes formes chez leurs hôtes.

Sur 413 Copépodes infestés par *B. spinulosum*, la statistique donne :

Paracalanus parvus, 205.

Clausocalanus furcatus, 189.

Clausocalanus arcuicornis, 17.

Mais si l'on tient compte de ce que *Cl. parvus* est plus commun à Banyuls que *Cl. furcatus*, on conclura que le dernier est infecté dans une plus forte proportion d'individus que le premier.

Une numération très grossière [3], faite le 8 octobre 1908, jour où les *Paracalanus parvus* étaient assez nombreux, a donné 10 individus infectés sur environ 2.500 examinés, soit 4 p. 1.000 seulement. Une autre numération faite le 21 septembre 1910, jour où les *Clausocalanus* étaient en prédominance a donné :

Paracalanus, 300 environ, individus infectés : 2, soit 66 p. 1.000.

Clausocalanus, 1.900 environ, individus infectés : 17, soit 8-9 p. 1.000.

1. J'ai dit comment j'avais tout d'abord confondu ce dernier avec *B. spinulosum* en une même espèce et j'ai indiqué aussi brièvement comment je fais actuellement le départ des deux formes.

2. V. page 90 le seul cas, douteux d'ailleurs, de coparasitisme de deux *Blastodinium* différents.

3. Voir le procédé employé p. 204.

L'indice d'infection semble donc plus élevé chez les *Clausocalanus* que chez les *Paracalanus*. Mais ces chiffres n'ont de valeur que pour le jour même où ils ont été établis.

CONDITION GRÉGAIRE DU PARASITE. — *Blastodinium spinulosum* est une forme essentiellement grégaire, ce qui veut dire que dans un même hôte adulte, on trouve toujours plusieurs individus du parasite qui au surplus offrent cette remarquable particularité, j'y reviendrai plus loin, d'être toujours semblables entre eux.

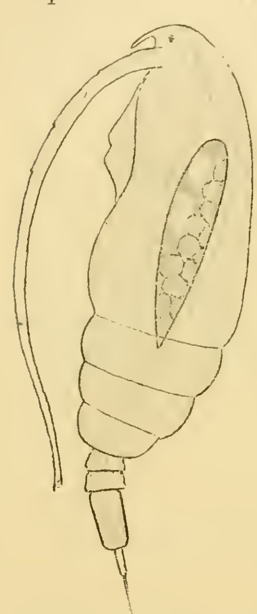


FIG. XVII. *Paracalanus parvus* à trois pléonites parasité par *Blastodinium spinulosum* solitaire, stade 1-16 (× 150).

Cette condition grégaire suffira presque toujours à différencier *B. spinulosum* des autres *Blastodinium*, qui infectent les mêmes hôtes, à l'exception de *B. Pruvoti*, qui est, lui aussi, grégaire. Mais ceci n'est vrai qu'autant que l'on a affaire à des Copépodes adultes ou ayant effectué leur avant-dernière mue, c'est-à-dire ayant au moins quatre segments abdominaux. Chez les Copépodes à deux segments abdominaux, le parasite est au contraire toujours solitaire, et il l'est encore souvent chez les *Paracalanus* à trois segments.

La première partie de l'étude qui va suivre, où le parasite est considéré en tant qu'individu isolé, s'applique aussi bien à ces individus solitaires parasites des Copépodes jeunes (fig. XVII) qu'à un individu pris isolément dans le groupe des parasites d'un Copépode adulte (fig. XVIII). Dans une deuxième partie, nous considérerons le parasite en tant qu'unité d'un groupement, dans ses rapports avec les autres coparasites.

I. LE PARASITE CHEZ *Paracalanus parvus* EN TANT QU'INDIVIDU ISOLÉ.

FORME. DIMENSIONS. — La figure 43 représente un individu qui n'est pas en sporogénèse[1]. Il est donc constitué par une cellule unique.

Cette cellule a la forme d'un fuseau ou mieux d'une navette élancée, mesurant 200 μ environ, selon la longueur et 30 μ environ suivant le diamètre équatorial, la longueur du céphalothorax de l'hôte étant 550 μ. Nous verrons que ces dimensions sont sujettes à d'assez grandes varia-

1. Je n'ai jamais eu la chance de rencontrer des individus solitaires au stade 1. Sauf par leur taille de tels parasites ne doivent différer en rien des parasites grégaires à ce stade.

tions, qui sont principalement fonction du stade sporogénétique et de la taille de l'hôte. (Voir p. 105 et 116).

Mais leur rapport qui exprime grossièrement le galbe ne dépasse pas $\frac{1}{7}$ et ne tombe pas au-dessous de $\frac{1}{5}$ ceux de $\frac{1}{6,25}$ et $\frac{1}{6,5}$ étant les plus fréquents.

Les deux extrémités sont dissemblables ; l'une est arrondie, l'autre effilée et pointue. Le corps est toujours légèrement incurvé de sorte qu'il n'a qu'un plan de symétrie. L'une des traces de ce plan sur la surface du corps est une ligne à peu près droite ou une courbe à sinuosités légères ; l'autre est une parabole à tension assez accentuée. Cette forme est tout à fait constante et caractéristique de l'espèce.

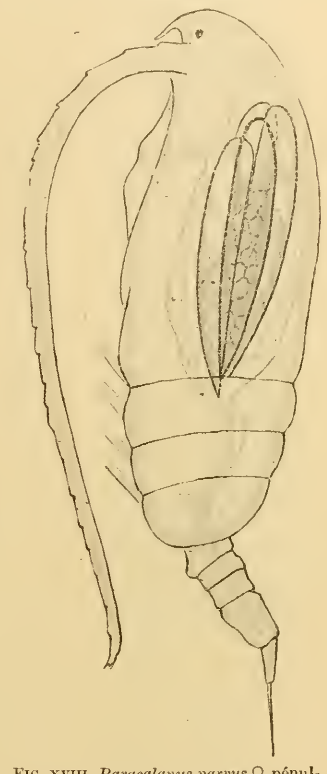


Fig. XVIII. *Paracalanus parvus* ♀ pénultième parasitée par *Blastodinium spinulosum*. Groupe IV (× 150).

Orientation par rapport a l'hote. — Celle-ci est moins constante que la forme : toujours cependant l'extrémité arrondie est dirigée vers le cul-de-sac antérieur de l'estomac, qu'elle encombre en partie, l'extrémité effilée atteignant le détroit pylorique qu'elle dilate plus ou moins. Cette orientation constante permet de définir au moins provisoirement le pôle arrondi comme antérieur et le pôle effilé comme postérieur ; on conviendra d'appeler ventrale la face subrectiligne ou concave, et dorsale la face convexe.

Comme tous les *Blastodinium* ont une forme et une orientation faciles à ramener à celles de *B. spinulosum*, ces appellations vaudront pour toutes les espèces.

Mais elles ne sont pour l'instant que purement arbitraires et provisoires. L'orientation propre des parasites, définie par celle de la forme pourrait en effet ne pas coïncider avec celle de l'hôte. Or j'ignore complètement quelle est l'orientation de la forme flagellée. Je n'ai pu découvrir, malgré beaucoup de persévérance, les stades qui sont entre la dinospore et les parasites déjà très modifiés que nous étudions maintenant.

Les parasites ne sont nullement solidaires les uns des autres, et ils

n'adhèrent par aucun moyen à l'épithélium de l'estomac. Ils sont le jouet des contractions péristaltiques qui les projettent alternativement d'arrière en avant jusqu'au fond du cul-de-sac antérieur, et d'avant en arrière jusqu'au pylore. Durant les oscillations qu'ils subissent ainsi, ils glissent les uns sur les autres. Ils ne se maintiennent dans la cavité stomacale que grâce à leur volume.



FIG. XIX. *Blastodinium spinulosum* de *Paracalanus parvus*. La coque avec ses deux crêtes hélicoïdales de spinules. (× 360).

CUTICULE OU COQUE. — Le corps cellulaire est enfermé de toutes parts dans une pellicule périphérique bien individualisée, et qui s'en trouve normalement décollée, lui constituant une coque très ténue, très translucide, mais résistante et élastique.

Cette coque est de même aspect, et vraisemblablement de même nature que celle des *Apodinium*. Comme celle-ci, elle est suffisamment résistante pour conserver sa forme et sa rigidité, lorsque le corps s'étant contracté à son intérieur, elle n'est plus soutenue par lui. C'est ce que l'on observe normalement aux deux extrémités des individus, surtout du côté pointu, où la masse cytoplasmique est décollée de la pellicule. Très souvent, ce décollement s'étend même à toute la surface cellulaire, comme résultat soit d'une contraction normale, ce qui est l'indice d'une division toute proche, soit d'une contraction pathologique due au contact direct de l'eau de mer.

LA CRÊTE HÉLICOÏDALE DE SPINULES CUTICULAIRES. — Lorsqu'on parcourt du regard, avec attention, la marge du corps, on voit en certains points, surtout là où de légers ressauts interrompent les courbes régulières du profil, de très courtes épines insérées très obliquement à la surface, leur pointe dirigée vers le pôle postérieur. Leur saillie est de 2 à 3 μ. Ces épines sont coniques, aiguës, creuses, et leur lumière est en continuité avec la cavité de la coque. Etroitement rangées les unes à côté des autres en une file unique, elles forment une sorte de crête qui s'enroule en hélice autour du corps, d'une manière identique chez tous les individus. Mais cette hélice n'est pas continue. Elle forme deux sections. La première prend naissance sur la face droite, à la partie antérieure, décrit dans le sens inverse de celui des aiguilles d'une montre un tour et demi d'hélice, et se termine un peu au-dessus de l'équateur au milieu de la face gauche. La deuxième naît un peu au-

dessus de l'équateur, sur la génératrice même où prend fin l'hélice antérieure. Elle décrit dans le même sens un tour seulement et s'efface loin de l'extrémité postérieure, au milieu de la face gauche (fig. XIX).

RAPPORTS DE LA COQUE AVEC LE CORPS. SILLONS HÉLICOÏDAUX ET SILLON INTERMÉDIAIRE. — Dans des conditions d'observation particulièrement favorables, où la contraction du corps est réduite à son minimum, on voit qu'à la ligne hélicoïdale des spinules correspond, sur la surface cytoplasmique, un sillon bien marqué, large de 2 à 4 μ, dont les lèvres sont très légèrement saillantes. Ce sillon suit exactement le tracé de la ligne hélicoïdale, mais tandis que celle-ci est interrompue dans la région équatoriale, sur la face gauche, celui-là s'y continue par une courte portion rectiligne, dirigée d'avant en arrière, qui forme avec les portions hélicoïdales deux angles obtus.

La lèvre supérieure du sillon est garnie d'une série linéaire de petites papilles, dont chacune constitue la matrice d'une spinule.

ASPECT GÉNÉRAL DU CORPS. ÉTAT BIÉNERGIDE. — On surprend déjà dans cette course de la crête l'indice d'un dualisme qui se montrera plus manifeste encore chez les *Blastodinium* que chez les *Apodinium*. L'aspect général du corps dénote aussi ce dualisme de la manière la plus nette, comme l'on peut s'en rendre compte par l'examen des figures.



FIG. XX. *Blastodinium spinulosum de Paracalanus parvus*, traité par le vert de méthyle acétique, qui a mis en évidence les noyaux en les colorant et en les contractant (× 680).

Dans la masse cytoplasmique, plus ou moins fortement pigmentée, l'on voit, de part et d'autre d'une zone équatoriale dense, deux larges espaces incolores dans lesquels on ne peut déceler d'autre structure que quelques rares trabécules qui les parcourent dans le sens axial. Il semble que ces espaces soient occupés par un liquide hyalin et l'on serait tenté de les comparer aux lacunes aqueuses des *Apodinium* et de beaucoup de Péridiniens libres. Ce serait inexact. Ces espaces marquent l'emplacement des noyaux, dont chez cette espèce, la texture est presque tou-

jours invisible sur le vivant. Une coloration extemporanée, comme chez *Apodinium rhizophorum,* au vert de méthyle acétique la met au contraire très bien en évidence, mais point aussi caractéristique cependant que celle des *Apodinium.* La masse est plus homogène, comme décomposée seulement par des sortes de cloisons irrégulières longitudinales (fig. xx).

Structure cytoplasmique. — La structure de la masse cytoplasmique fournit des images assez difficiles à décrire et aussi à figurer, et que l'on ne peut interpréter d'une manière correcte que par l'étude des coupes. Cela tient à ce que cette masse est parcourue par un réseau chromoplastique, parfois très dense, inégalement imprégné de pigment, et que l'on est au premier abord tenté de prendre pour quelque spongioplasme grossier, la substance hyaline et incolore contenue dans les mailles du réseau apparaissant comme un suc hyalosplasmique, analogue à celui qui remplit les vacuoles des cellules végétales.

Or, cette substance hyaline et incolore, dont la consistance est loin d'être fluide, est le cytoplasme lui-même. Il remplit entièrement la cellule, creusée de rares vacuoles, toujours de faible volume. Abstraction faite des inclusions de toutes sortes qu'elle contient, elle est sans structure figurée. Mais le Péridinien vient-il à s'altérer, on la voit se résoudre de la périphérie vers le centre, de proche en proche, en très fins granules, dont la masse sombre et opaque contraste vivement avec la belle transparence caractéristique de l'état normal.

Centrosphères. Figure achromatique. Télophase quiescente. — A chaque pôle du corps cellulaire, l'on voit s'irradier autour d'un centre des filaments qui vont jusqu'au cytoplasme équatorial.

Les espaces nucléaires sont ainsi traversés dans le sens de la longueur du corps, par des fibrilles qui vont des pôles à l'équateur, formant par leur ensemble une figure fusoriale qui s'étend dans toute la cellule et y offre exactement l'aspect du spectre achromatique d'une mitose au stade de la plaque équatoriale.

Cette figure correspond bien en effet à une phase de la division nucléaire, mais non comme il semble tout d'abord, au stade de plaque équatoriale à la métaphase. C'est un stade plus avancé que l'on peut homologuer à celui de la reconstitution des noyaux fils, à la télophase par conséquent, d'une mitose de type classique.

La zone dense qui est à l'équateur du corps n'est nullement le siège des chromosomes. Elle est constituée seulement par du cytoplasme qui s'est insinué entre les deux masses nucléaires filles au moment de leur

séparation. Ce stade de télophase est celui auquel s'arrête et se fige, pour un temps qui peut atteindre vingt-quatre heures, la mitose des *Blastodinium*, jusqu'à ce que survienne une nouvelle division. C'est en somme l'état de repos nucléaire. C'est celui que l'on observe presque toujours, car les autres phases de la caryodiérèse sont extrêmement courtes. Cet état de caryodiérèse figée à la télophase, avec centres et fuseaux très manifestes est un caractère cytologique très saillant des *Blastodinium*.

La netteté de cette figure se trouve souvent accusée par le fait que les éléments chromoplastiques contenus dans le cytopasme hyalin se trouvent orientés en même temps que lui et rehaussent ainsi les éléments du spectre de leur brillante teinte jaune.

Pigment. Réseau chromoplastique. — Les individus de *B. spinulosum* se présentent presque toujours colorés d'une manière plus ou moins vive, en jaune serin, ou jaune verdâtre, sauf aux pôles et dans les deux espaces qui correspondent aux noyaux, où se voient seulement quelques trabécules pigmentaires tout à fait superficiels.

Quelquefois, il s'en trouve de complètement incolores. Et entre ceux-ci et les précédents, on peut observer des séries d'individus offrant tous les degrés de la dépigmentation. Il en est chez lesquels le substratum incolore du pigment subsiste encore à défaut du pigment lui-même. Ce substratum est constitué par une substance plus réfringente et plus condensée que le cytoplasme, analogue à celle qui constitue les leucites des végétaux. Il se présente sous la forme de cordons d'un diamètre moyen de 1 μ à 3 μ, mais très noueux, très tortueux et anastomosés en un réseau qui est parfois si serré qu'il laisse peu de place au cytoplasme. Les mailles de ce réseau sont généralement allongées dans le sens de l'axe du corps, d'où l'impression que l'on a souvent d'une striation longitudinale irrégulière de la surface.

La distribution du réseau chromoplastique[1] à travers la cellule n'est pas égale. Il est très développé dans la région équatoriale, où ces éléments sont orientés du centre vers la périphérie. Il l'est aussi dans les deux régions polaires subterminales immédiatement au delà des centrosphères, où les mailles du réseau s'allongent dans le sens axial ; mais il fait à peu près

1. Les algologues ont coutume d'appliquer aux corps figurés pigmentifères le nom de chromatophores. Ce nom a pris depuis longtemps en zoologie une acception différente. Il désigne les cellules elles-mêmes, généralement mésenchymateuses, productrices d'un pigment qui, par sa nature, son origine et son rôle, diffère essentiellement des pigments assimilateurs végétaux. Pour cette raison nous préférons au nom de chromatophore celui de chromoplaste, qui a d'autre part sur celui de chromoleucite, très usité par les botanistes, l'avantage de n'être pas une antithèse étymologique.

complètement défaut aux pôles mêmes du corps constitués par une calotte et par une pointe incolore. Dans le reste du corps, il s'étend en surface dans la mince couche de plasma périphérique (*Hüllplasma* de SCHÜTT), comprise entre la pellicule périplastique et les masses nucléaires.

Le réseau chromoplastique peut lui-même disparaître. Les parasites ont alors un aspect absolument hyalin et une parfaite translucidité. La dépigmentation et la disparition du substratum incolore du pigment se font toujours d'une manière égale dans toute l'étendue de la cellule, mais tel n'est pas le cas pour toutes les espèces du genre.

INDICE DE PIGMENTATION. — Pour nous permettre de nous faire une idée, si grossière fût-elle, du degré moyen de pigmentation de l'espèce et nous permettre de la comparer à ce point de vue aux autres formes du genre, j'ai établi ce que j'appellerai l'indice de pigmentation, bien que ce terme implique beaucoup plus de précision que n'en ont, comme on va voir, les nombres qui l'expriment.

Aux mentions de ma statistique : incolore, peu coloré, bien coloré, très coloré, j'ai donné comme valeur les nombres 0, 3, 8, 10. La moyenne de tous les nombres aussi relevés est l'indice de pigmentation de l'espèce.

Pour *B. spinulosum* de *Paracalanus parvus*, l'indice de pigmentation est 7,2.

Il est à remarquer que de la moindre visibilité des formes incolores, il résulte nécessairement que les indices de pigmentation sont tous trop élevés. Mais nous pouvons admettre que l'erreur est la même pour toutes les espèces, et que les nombres obtenus n'en sont pas moins suffisamment comparables entre eux. L'usage que j'en ferai ne sera d'ailleurs pas disproportionné à leur précision.

INTERPRÉTATION DE LA FORME ET DE LA STRUCTURE. — Que les sillons hélicoïdaux qui ornent la surface de *B. spinulosum* soient homologues du sillon transverse, toujours plus ou moins hélicoïdal des Péridiniens libres, cela ne peut faire doute. La présence de deux de ces sillons sur la même cellule n'est pas non plus pour nous étonner, puisque nous savons que cette cellule est à deux énergides, et il est manifeste qu'un *Blastodinium* représente en réalité deux Péridiniens qui sont restés intimement associés bout à bout à la suite d'une bipartition non parachevée. La ligne des spinules n'a pas d'autre valeur que celle d'un ornement dont on trouve l'équivalent en situation homologue chez beaucoup de Péridiniens libres, sous forme de crêtes plus ou moins sculptées.

Ce qui est plus difficile à préciser, c'est la valeur du sillon rectiligne

intermédiaire qui unit l'hélice antérieure à l'hélice postérieure. Il pourrait, d'abord venir à l'idée qu'il est l'homologue des sillons longitudinaux de nos deux Péridiniens, sillons qui seraient confondus en un seul du fait de la soudure intime des individus. Dans cette hypothèse, il faudrait admettre que le sillon longitudinal est chez un *Blastodinium* à ce stade, en rapport, avec seulement l'une des extrémités du sillon hélicoïdal, alors que normalement chez les Péridiniens il en unit les deux extrémités. Ce ne serait pas là une unique exception.

Mais cette hypothèse se heurte à une objection beaucoup plus grave : elle impliquerait que les deux individus sont soudés par leurs pôles de mêmes noms, exactement à l'inverse de ce qui se passe chez les Péridiniens libres. Nous verrons que la valeur de cette objection se trouve démontrée par l'étude de la division des *Blastodinium.* Bien que les phénomènes soient chez eux beaucoup moins exprimés que chez les formes libres, on peut acquérir la certitude que les deux individus résultant d'une division sont bien orientés dans le même sens.

Ce sillon intermédiaire me paraît résulter simplement d'un étirement qui se produirait au début de la bipartition entre les deux portions séparées du sillon hélicoïdal, mais je n'ai pu vérifier cette manière de voir parce que dans les conditions d'observation, c'est-à-dire au contact de l'eau de mer, le sillon s'efface complètement au bout de quelques minutes. Je dois dire même qu'il ne m'a été donné que quatre fois de pouvoir observer très nettement le sillon rectiligne intermédiaire.

Caractères généraux de la reproduction. Sporogénèse itérative. Scissiparité simple. — L'individu végétatif tel que nous le connaissons maintenant est un trophozoïte. Il est l'équivalent du *trophocyte* des *Apodinium.*

Nous allons retrouver dans les détails de sa division et dans toute sa reproduction des faits tout à fait comparables à ceux que nous a révélés l'étude des *Apodinium* : même hétérodynamie des pôles du trophocyte, même scission subtransversale de cette cellule, et comme conséquence même mode de sporogénèse itérative. Ceci pour tous les *Blastodinium.* Chez *B. spinulosum,* et chez d'autres espèces, nous trouverons en outre un mode de multiplication du parasite dans l'hôte par scissiparité simple, multiplication qui est l'origine même de leur condition grégaire, la sporogénèse itérative, elle, ne servant qu'à l'expansion extérieure du parasite.

Division du trophocyte. — La délamination spontanée de la cuticule et du cytoplasme, autrement dit la formation de la coque, est le signe

précoce d'une future division ; celle-ci est très rapide et il est difficile d'en bien voir les différentes phases sur le vivant.

Je n'ai pas pu saisir sur le vif le dédoublement de la centrosphère et la migration de l'une des moitiés du pôle vers le plasma équatorial. Cette migration est cependant certaine, car au stade où la scission cytoplasmique commence à s'effectuer, dans la région même du plasma équatorial, on voit de part et d'autre de celui-ci et à son contact deux sphères nouvelles, unies chacune à la sphère polaire correspondante par un fuseau achromatique analogue à celui qui s'étendait dans le trophocyte initial indivis. Les noyaux eux-mêmes sont déjà scindés comme en témoigne la forme en biscuit de l'espace clair qui leur correspond et la présence dans la région qui leur est intermédiaire d'un peu de cytoplasme granuleux. La masse de celui-ci ira en augmentant rapidement, tandis que se raréfie au contraire aux pôles en contact le cytoplasme provenant de l'ancienne masse équatoriale. La cellule passe ainsi par un stade éphémère où elle paraît nettement divisée en quatre compartiments séparés les uns des autres par trois lames cytoplasmiques pigmentées, et dont chacun correspond à un noyau.

En même temps que s'effectuaient ces remaniements internes, il est apparu dans la région équatoriale, une série de plis d'abord indépendants les uns des autres, dont l'ensemble forme ensuite une constriction qui va s'approfondissant. Bien qu'en définitive elle arrive à séparer une cellule antérieure et une cellule postérieure, cette constriction n'est pas transversale. Son plan est fortement incliné sur l'axe du corps, de la face gauche antérieure vers la face droite postérieure. Il l'est aussi de la face ventrale vers la face dorsale. En moins de vingt minutes, la bipartition est achevée. Les deux cellules séparées ont sensiblement la même forme, qui est celle même de la cellule initiale : une extrémité antérieure arrondie et une extrémité postérieure aiguë, ce qui prouve bien que les deux individus qui constituent le trophocyte sont accolés par leurs pôles de noms contraires, comme je l'ai dit plus haut.

La cellule antérieure est normalement plus petite que la cellule postérieure.

Hétérodynamie des deux cellules filles : trophocyte secondaire et gonocyte. — Tandis que la cellule antérieure va continuer à se diviser nombre de fois, et donner ainsi naissance à de nombreuses spores, la première, pendant tout le temps que cette multiplication met à se produire, va traverser une longue période de repos et de lente croissance, et

fournir ensuite par une nouvelle division, la nouvelle cellule-mère d'une nouvelle poussée de spores. Le nombre des poussées ainsi produites par un même trophocyte est théoriquement indéfini.

Nous conviendrons d'appeler *trophocyte* T_1 la cellule antérieure et *gonocyte* 1 la cellule postérieure. Ce sont les termes mêmes dont nous avons usé pour les *Apodinium* et cela implique, ce qui, je crois, ne fera de doute pour personne, que la cellule antérieure et la cellule postérieure des *Blastodinium* sont respectivement homologues de la cellule proximale et de la cellule distale des *Apodinium.*

Régularité de la sporogénèse itérative. Longueur de la période. Sporocytes. — Chez les *Apodinium* où nous avons déjà fait connaissance avec ce mode de sporogénèse périodique, celui-ci était loin de se présenter avec le haut degré de différenciation et de régularité que nous lui trouvons chez les *Blastodinium.*

La durée qui sépare deux scissions successives du trophocyte, autrement dit la *période*, était toujours courte. Elle n'excédait pas le temps de deux divisions successives complètes du trophocyte.

Chez les *Blastodinium*, au contraire, la période est très longue et peut atteindre le temps que mettent à s'effectuer jusqu'à 8 et même 9 segmentations successives du gonocyte, qui aboutissent à la formation de plus de 250 ou de plus de 500 sporocytes (théoriquement : 256 et 512).

Ceux-ci entourent et recouvrent la cellule initiale. Il en résulte un aspect particulier du parasite dû à une très grande différence de taille entre la cellule-mère et les futures spores, différence de taille qui m'a fait appeler la première *macrocyte* et les secondes *microcytes*, terminologie dont j'ai usé dans mes notes préliminaires, mais à laquelle j'ai substitué dans ce mémoire celle de *trophocyte*, *gonocyte* et *sporocytes*, d'une application plus générale.

Divisions du gonocyte. Formation des sporocytes. — Abandonnant le trophocyte pendant toute sa période de repos, qui est en même temps une période de croissance, nous allons suivre le second acte de la sporogénèse à partir de la première division du corps, qui vient de s'effectuer.

La scission du gonocyte suit de très près la scission du trophocyte et elle s'effectue comme elle par un plan très incliné sur l'axe cellulaire. Il en sera encore nettement de même durant les deux divisions suivantes, puis le plan de division deviendra peu à peu sensiblement équatorial, en même temps que la forme des cellules tendra vers un ellipsoïde régulier.

Les quatre premiers sporocytes, de forme assez irrégulière, plutôt aplatie, sont disposés en file, à la place que tenait le gonocyte, mais occupant un espace un peu plus considérable que celui-ci, surtout vers l'avant du parasite, où ils vont de plus en plus déborder le trophocyte qui se trouvera déjeté du côté dorsal et vers la face droite.

Lors de la division des sporocytes 4, on voit encore nettement que leurs plans de scission sont transversaux-obliques par rapport à l'axe du corps ; de sorte que si au lieu de se séparer complètement, comme ils le font, ils étaient restés adhérents les uns aux autres depuis la première segmentation du trophocyte, ils formeraient maintenant à la suite de celui-ci comme tête, une chaîne de huit cellules. C'est là une constatation dont nous aurons à faire état lorsque nous comparerons les *Haplozoon* aux *Blastodinium*.

Il est possible que chez *B. spinulosum* les sporocytes continuent à se diviser tous dans la même direction, auquel cas on devrait les envisager comme formant théoriquement un chapelet de plus en plus long à grains de plus en plus nombreux et de plus en plus petits. Mais c'est là une chose difficile à vérifier objectivement, car dès le stade I^2-8, les éléments qui commencent à se gêner et à se comprimer mutuellement, ne conservent plus une orientation uniforme qui permette de se rendre compte de la direction des plans de segmentation.

Au stade I^2-16, le trophocyte se trouve généralement débordé en avant par un certain nombre de sporocytes. Ceux-ci ont acquis une forme assez régulière d'ellipsoïde plus ou moins étranglé équatorialement, selon l'état plus ou moins avancé de leur bipartition. Au stade I-32, les sporocytes qui se compriment déjà fortement les uns les autres remplissent d'une façon dense toute la coque, qui élastique, se dilate sous leur poussée, sans toutefois que sa forme générale s'en trouve altérée. Il survient ensuite encore une bipartition réalisant le stade I-64, et très rarement une autre aboutissant au stade I-128, où le parasite, lorsqu'on l'observe par transparence à travers l'hôte, paraît formé d'un parenchyme dense à cellules étroitement unies.

Situation respective du trophocyte et des sporocytes. Hile. — Le trophocyte primitivement polaire occupe maintenant une situation submédiane, toujours plus proche cependant de l'extrémité antérieure que de l'extrémité postérieure. Son orientation est semblable à celle du parasite total, mais il occupe dans celui-ci une situation nettement excentrique : il est tangent par toute sa face dorsale-gauche, à la face dorsale

gauche de la coque, et naturellement, sur toute cette étendue de contact les sporocytes font défaut. Nous appellerons *hile* cette région où le trophocyte affleure la surface. Je n'ai pas d'exemple que ce hile soit comblé par des sporocytes chez *B. spinulosum*, comme il arrive chez d'autres espèces.

Temps des divisions. — La division totale du trophocyte met trois quarts d'heure environ à s'effectuer. Les premiers signes de la division du gonocyte apparaissent déjà au bout d'une demi-heure et la scission est achevée au bout d'une heure environ, de sorte qu'un parasite met à peu près deux heures et demie pour passer du stade I au stade I-2. La scission des deux cellules filles paraît débuter après un temps de repos de trois quarts d'heure à une heure, et durer comme la première environ une heure.

Les temps de repos et ceux des divisions paraissent s'accroître ensuite. Chez un parasite au stade I-16, j'ai vu les 16 sporocytes rester plus de deux heures au repos et mettre plus d'une heure à se segmenter. Chez un autre individu au stade I-32, le temps de repos a aussi atteint deux heures, et le temps de division, à partir du début de l'étranglement, les a dépassées.

Ces observations ont toutes été faites sur des individus différents, car les *Blastodinium*, qu'ils soient ou non extraits de l'hôte, et encore que dans ce cas le contact de l'eau de mer ne paraisse pas leur nuire, ne supportent pas sans souffrir un séjour de plus de deux heures entre lame et lamelle, souffrance qui se manifeste par un ralentissement dans les segmentations et la rupture du synchronisme dans la scission des sporocytes.

Ainsi un parasite au stade $\frac{I}{8}$ à 8 heures du matin était passé au stade I-16 à 9 h. 45 et il n'avait pas encore atteint le stade I-32 à 5 heures du soir ; il contenait alors de 27 à 29 sporocytes seulement dont plusieurs étaient en division. D'autres étaient en voie de dégénérescence granuleuse.

Croissance pendant la sporogénèse. Limites de la taille. — Le parasite subit un accroissement sensible de volume au cours d'une période sporogénétique. Voici plusieurs exemples qui en donnent une idée :

Dans un *Paracalanus* à trois parasites, l'un des individus au stade I mesure 200 μ sur 40 μ, le second au stade I-8 mesure 225 μ sur 50 μ, le troisiède en stade I-16 mesure 240 μ sur 50 μ.

Dans un autre *Paracalanus* à trois individus, deux de ceux-ci qui sont au stade I-16 mesurent 200 μ sur 30 μ et le troisième au stade I-32 mesure 225 μ sur 40 μ.

Sur cinq individus contenus dans un *Paracalanus*, quatre qui sont au stade I-16 mesurent 250 μ sur 40 μ, le cinquième au stade I-1 ne mesure que 200 μ sur 40 μ.

Chez les espèces solitaires, et en particulier chez *B. crassum*, où cet autre facteur qu'est le nombre des individus dans l'hôte, n'intervient pas, nous pourrons traduire par un diagramme l'augmentation de volume du parasite sous l'influence de la poussée sporogénétique. Mais dans tous les cas, il faut tenir compte aussi de la relation entre la taille de l'hôte et celle du parasite, que nous mettrons plus loin en évidence. C'est elle qui explique que de deux *B. spinulosum* au même stade I-16, de deux Copépodes différents, l'un mesure 240 μ sur 50 μ et l'autre 200 μ sur 30 μ.

En somme, chez *B. spinulosum* de *Paracalanus parvus*, les dimensions varient de 150 μ sur 25 μ à 280 μ sur 40 μ.

Libération des sporocytes. — La résistance de la coque a une limite qui paraît correspondre généralement au stade à 64 sporocytes. La rupture ne m'a pas paru s'effectuer d'une manière définie, mais c'est chose difficile à observer, car elle ne peut l'être qu'au travers de l'hôte. Le parasite arrivé aux stades avancés de la sporogénèse est trop fragile pour pouvoir subir sans éclater les heurts d'une dissection de l'hôte. Dans bien des cas même, je n'ai pu retrouver dans l'intestin du Copépode de vestiges de la coque. J'en suis donc à me demander si elle n'est pas dissoute par une substance sécrétée par le parasite, comme l'est la coque des œufs de certains poissons et batraciens, au moment de l'éclosion de l'embryon (Wintrebert 1912). Aussitôt la coque rompue, les sporocytes voisins du point de déhiscence, généralement postérieur, fusent dans l'intestin du Copépode, d'où ils sont peu à peu évacués par l'anus. Ce sont à ce stade de petites cellules binucléées au profil en biscuit, plus ou moins colorées en jaune pâle, avec deux taches claires correspondant aux noyaux. Dans la région équatoriale où la masse pigmentaire est le plus dense, il se trouve un pyrénoïde réfringent. C'est essentiellement l'organisation, sous une forme réduite, du trophocyte initial.

Ces sporocytes évacués sont complètement immobiles. Ils tombent immédiatement au fond du vase où l'on conserve le Copépode en observation.

Acquisition de la forme gymnodinienne (dinospore) en dehors de l'hote. — Si l'on prolonge l'observation de ces éléments en chambre humide, dans de bonnes conditions, c'est-à-dire à l'abri d'une température trop élevée, dans de l'eau de mer bien pure et bien aérée, on pourra, au

bout d'un temps variant de une à cinq heures, voir quelques-unes de ces cellules s'animer d'abord de petits soubresauts, puis se déplacer lentement au sein du liquide en tournant sur elles-mêmes, suivant une ligne hélicoïdale. L'observation peut se prolonger ainsi au delà même de vingt-quatre heures, sans que l'on remarque rien de plus.

Ces éléments mobiles se présentent assez variables de forme et de taille. Les uns ne diffèrent nullement des sporocytes tels qu'ils ont été évacués du Copépode, c'est-à-dire avec leur forme en biscuit et leurs deux noyaux qui témoignent qu'ils ne sont pas au terme de leur multiplication.

D'autres proviennent manifestement des premiers par bipartition. Ils ont aussi deux noyaux, et ils sont eux-mêmes en division. Mais cette division n'a plus lieu suivant un plan transversal, comme celle des sporocytes moins avancés, mais suivant un plan très oblique par rapport à l'axe longitudinal. Ce caractère qui nous était apparu très net au début de la sporogénèse dans la division de la cellule initiale et des premiers sporocytes, réapparaît ainsi à la fin de la sporogénèse, immédiatement avant la différenciation des dinospores. On en voit nageant associées deux par deux. Ni les unes ni les autres n'ont une forme péridinienne bien accusée. Lorsqu'on les étudie à un fort grossissement, on voit qu'elles possèdent, soit deux soit quatre flagelles insérés par paires de part et d'autre de l'étranglement équatorial. Ces flagelles ne paraissent d'ailleurs nullement différenciés en un flagelle rectiligne et un flagelle hélicoïdal.

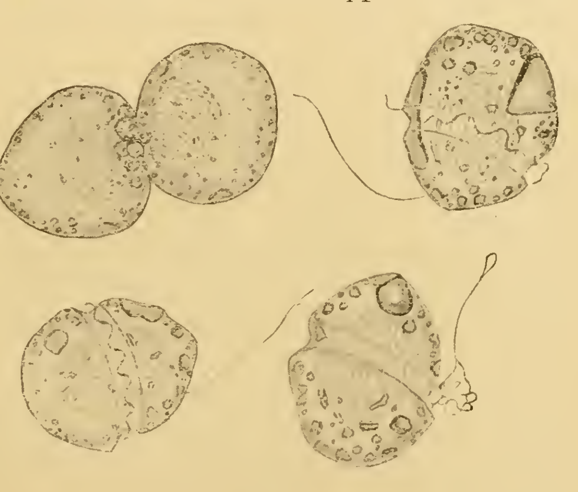


Fig. xxi. *Blastodinium spinulosum*. Dinospores mobiles. (× 3500).

A côté de ces éléments encore immatures, on en voit d'autres qui sont les produits de l'ultime division des sporocytes libérés et qui eux sont uninucléées, et présentent une forme gymnodinienne bien caractérisée.

Ils ont une forme ovoïde trapue, l'un des pôles est bien arrondi, l'autre de profil ogival. C'est le pôle antérieur. Le sillon transversal bien marqué

est situé peu après le tiers antérieur du corps. Sa course n'est pas sensiblement hélicoïdale. Le sillon longitudinal est très peu accentué.

Le noyau, unique, et d'une structure péridinienne typique occupe une bonne partie du volume du corps, dont le centre est incolore. Le cytoplasme périphérique est parcouru de chromatophores réticulés et aussi de grosses inclusions réfringentes se colorant en brun par l'acide osmique.

Ces éléments mesurent 13 μ de long sur 10 de plus grand diamètre.

Labilité des dinospores. Enkystement. — Ces dinospores sont tout aussi fragiles que celles des *Oodinium* ou des *Apodinium* et elles se gonflent dès qu'elles sont soumises à la compression la plus faible ou à la moindre concentration de l'eau de mer.

Ni chez *B. spinulosum*, ni chez les autres espèces dont l'étude va suivre, non plus que chez les *Oodinium*, les *Apodinium* ou les *Syndinium*, je n'ai pu surprendre d'indices d'une copulation entre ces dinospores, même dans les cas où j'ai mis en présence de ces éléments issus de *Blastodinium* pris dans des *Paracalanus* différents. Le moyen employé pour les surveiller était de placer un nombre connu de ces dinospores en goutte suspendue. Dans tous les cas, le résultat a été le même : enkystement des flagellés au bout d'un temps plus ou moins long, mais n'excédant pas vingt-quatre heures.

Ces kystes sont sphériques, et mesurent 10 μ de diamètre. Leur enveloppe, qui est à double contour, est absolument lisse. Le contenu montre d'abord un amas de ces mêmes inclusions que nous avons vues dans les dinospores. Puis le calibre de ces inclusions se régularise. Le noyau est invisible sur le vivant, mais une coloration au vert de méthyle acétique le met bien en évidence. Il a, pendant l'enkystement perdu de son volume et acquis une structure plus dense, et sa situation est toujours plus ou moins excentrique.

Je n'ai pas suivi le sort ultérieur de ces kystes.

Seconde poussée sporogénétique. — Abandonnant ces dinospores et ces kystes à leur destinée mystérieuse, retournons au Copépode d'où elles sont issues.

Leur expulsion ne marque pas pour lui la fin de l'infection, ni pour le parasite la fin de l'évolution. Trop volumineux pour être évacué, le trophocyte demeure dans l'estomac, dégagé de la masse des sporocytes qui l'entouraient, et des débris fripés de la coque rompue. Durant sa longue période de repos, il s'est reconstitué une pellicule propre, à l'intérieur de laquelle, dès avant la rupture de l'ancienne, il s'est contracté.

Nous le retrouvons alors à l'intérieur de sa nouvelle coque, exactement semblable au trophocyte initial dont nous sommes partis, prêt à une deuxième division qui conduira, par un processus rigoureusement identique à celui que je viens de décrire à une deuxième génération de spores.

Poussées successives. Leur nombre ? Leur durée. Rythme nycthemeral probable. — Combien de poussées se succéderont ainsi, issues de la même souche ? Combien le parasite en avait-il déjà produit au stade le plus jeune où nous avons pu l'observer ? Nous n'en savons rien. Au moins chez les *Apodinium*, avions-nous la ressource, assez illusoire d'ailleurs, de compter les coques vidées qui, chez ces organismes, demeurent, l'on s'en souvient, adhérentes au pédoncule. Chez les *Blastodinium*, les coques déhiscentes ne sont retenues ni par l'hôte ni par le parasite. Nous n'avons donc, par l'observation directe, aucune indication sur le nombre des générations de spores qu'un parasite peut produire au cours de son évolution, ni sur le temps durant lequel celle-ci peut se prolonger dans un même Copépode.

J'ai naturellement tenté de résoudre cette intéressante question en élevant les Copépodes parasités. Mais à vrai dire, le mot d'élevage ne convient guère aux tentatives que j'ai faites. J'ai bien réussi à conserver dans de l'eau de mer très pure des *Paracalanus* pendant une huitaine de jours, mais ces animaux ne se nourrissaient pas dans ces conditions, leurs parasites non plus et les résultats obtenus sont certainement très éloignés de ce qui se passe dans la nature. Ils sont néanmoins intéressants à rapporter à plusieurs égards.

Voici brièvement consignés ces résultats :

N° 262. Le 14 novembre 1906, à midi, un *Paracalanus* est isolé, qui contenait 4 *B. spinulosum* bien colorés, tous au stade I. Le 15, à 10 heures, les 4 parasites sont au stade I-8. Le 16, à 11 heures, ils sont au stade I et y restent jusqu'au 23. Le 23, le Copépode est mort et les parasites montrent un début de division.

N° 263. Le 14 novembre, à midi, un *Paracalanus* avec 2 parasites au stade I-8. Le 15, trois individus au stade I, jusqu'au 21, jour où le Copépode étant mort, on trouve les trophocytes divisés en trois.

N° 264. Le 14 novembre, à midi, 3 individus au stade I-8, dans un *Paracalanus*. Le 15, 3 individus au stade I-2 ; le 16, 3 individus au stade I, et cela jusqu'au 23.

N° 261 *bis*. Le 13 novembre, un *Paracalanus* a 3 parasites dont 2 au stade I-16 et un au stade I-I-16 ; le 14, 5 individus au stade I-2 ; le 15

5 individus dont 4 au stade I et un au stade I-8 ; le 16, 5 individus au stade I et des sporocytes dissociés non encore éliminés. Du 17 au 21, repos au stade I. Le 21, le Copépode est mort avec les trophocytes divisés en 4 à son intérieur, et le 22 sa carapace vide est remplie de dinospores mobiles.

N° 247. Le 13 novembre, 3 individus au stade I, passent au stade I-16 le 14, à midi, au stade I-32, le même jour, à 6 heures du soir, et se retrouvent au stade I le 15. Le 16, ils sont dépigmentés et vacuolisés.

N° 248. 2 individus au stade I le 14 sont retrouvés le 15, et le 16 au même état, et le 17, le Copépode étant mort se sont divisés chacun en huit éléments égaux.

N° 231. Le 10 novembre, 2 individus au stade I-8. Le 11 et le 12, ils sont au stade 1, et le 13, dans le Copépode mort les trophocytes sont retrouvés entiers. Le 14, ils sont divisés chacun en 32 éléments environ qui, le 15, sont retrouvés dissociés sous forme de dinospores mobiles et de kystes.

On peut, à la suite de ces observations, faire les constatations suivantes :

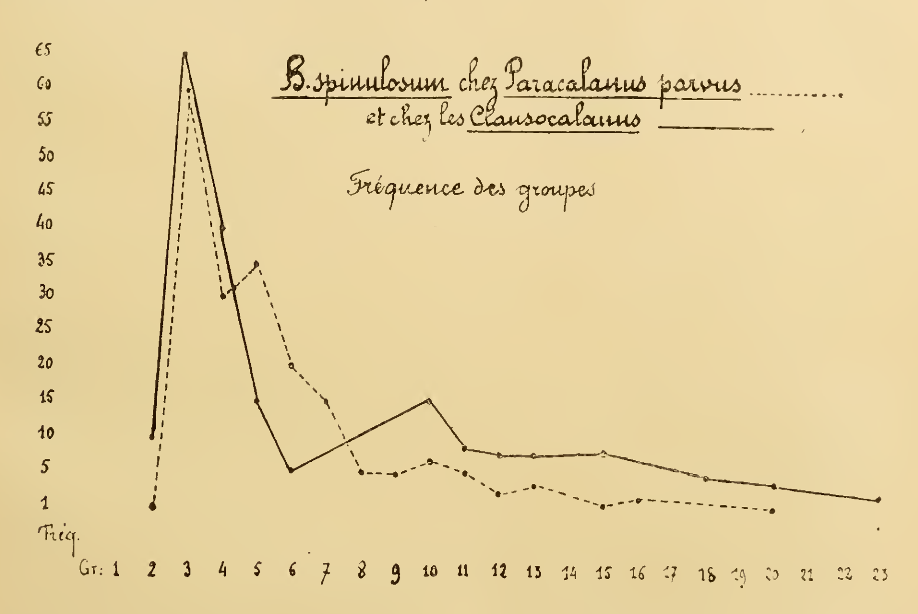
1° Quel que soit le stade auquel on prenne le parasite dans la nature, il fournit presque toujours, à partir du moment de son isolement, au moins une poussée sporogénétique, et souvent l'ébauche d'une seconde, ce qui prouve bien qu'un même individu sporule plusieurs fois. Si, en captivité, l'on n'obtient qu'une seule poussée, la faute en est aux conditions défavorables de la nutrition.

2° Chez les parasites en sporogénèse au moment de leur isolement, même si la poussée est tout à son début, celle-ci est toujours achevée le lendemain du jour où elle a commencé. Il y a donc tout lieu de penser que les poussées n'excèdent pas vingt-quatre heures, ce que l'on pouvait déjà déduire, dans une certaine mesure, des temps relevés pour la durée des segmentations des sporocytes. Le cas du parasite 247 incite même à penser que les poussées sporogénétiques sont soumises à un rythme quotidien. Nous pourrons, pour ce qui est de *B. crassum*, vérifier cette hypothèse par l'observation directe des individus pris dans la nature à intervalles rapprochés, durant le jour et la nuit.

3° La mort du Copépode n'entraîne pas celle du parasite, mais elle a toujours pour effet la suppression de la polarité cytodiérétique, le trophocyte subissant alors une segmentation égale et totale qui aboutit en vingt-quatre heures à la formation d'une dernière poussée de dinospores.

II. Le parasite considéré comme unité d'un groupe dans ses rapports avec les autres individus

Jusqu'ici nous n'avons considéré de notre *Blastodinium* qu'un individu isolé, cela pour l'ordre et la commodité de l'exposé. Mais nous savons que le parasite n'est jamais solitaire chez les Copépodes adultes ou subadultes, ayant au moins quatre segments abdominaux. Nous devrons donc envisager maintenant l'ensemble des parasites contenus dans un même Copépode, c'est-à-dire le *groupe*[1].



Groupes. Leur importance absolue et relative. — Le nombre des parasites varie entre 2 et 25. Les deux courbes ci-dessus construites avec les chiffres fournis par la statistique rendent compte de la fréquence des différents groupes, l'une chez *Paracalanus parvus* (187 individus à 4 segments abdominaux), l'autre chez les *Clausocalanus* (184 individus à 4 segments). Les nombres en abscisses sont ceux des parasites et les nombres en ordonnées sont ceux des Copépodes, ou ce qui revient au même, des groupes. Les nombres en abscisses les plus élevés sont suspects d'erreurs d'une ou de deux unités. Il est fort difficile

1. Pour abréger le langage, nous désignerons les groupes de la façon suivante :
Groupe de *B. spinulosum* à 2 individus : *B. spinulosum* II.
— — — — à 3 — : *B. spinulosum* III.
Pour les individus solitaires d'espèces où il existe des formes grégaires, nous écrirons *B. inornatum* I.

en effet de dilacérer un Copépode bourré de parasites sans en écraser quelqu'un. Mais ces erreurs ne modifient en rien le résultat global.

On remarquera la prédominance marquée des groupes à trois parasites. Nous verrons que cette prédominance des groupes à 3 individus est la règle chez presque toutes les espèces grégaires. On remarque aussi la fréquence plus grande des groupes nombreux chez les *Clausocalanus*.

Rapports de contact des individus. — Quand le nombre des parasites n'excède pas 5 ou 6, ce qui est, on le voit, le cas de beaucoup le plus fréquent, leurs rapports réciproques sont bien définis. Ils forment un faisceau dans lequel, tous semblablement orientés, ils sont adjacents les uns aux autres par leurs faces ventrales ou latérales, leurs faces dorsales ou convexes étant tournées vers l'extérieur. Etant données leur forme et leur orientation, et aussi les pressions qu'ils subissent de la part de la paroi stomacale, leur disposition ne peut être différente. Elle réalise le volume total minimum dans l'estomac de l'hôte. Dans le faisceau qu'ils forment, ils sont tout à fait indépendants les uns des autres.

Homogénéité et unité d'origine du groupe. — Quel que soit leur nombre, ces parasites se présentent remarquablement semblables d'aspect et de structure. La pigmentation par exemple, qui est sujette à d'importantes variations d'un groupe à un autre, atteint le même degré chez tous les individus contenus dans un même Copépode. Il en est de même de la quantité et de la distribution des inclusions. Et lorsqu'ils sont au même stade de la sporogénèse, ils sont toujours de même taille.

Ce qui varie de l'un à l'autre, c'est seulement le stade sporogénétique. Le mode de multiplication du parasite dans l'hôte nous fournira l'explication de ce fait, dans lequel on serait tout d'abord tenté de voir une preuve que les différents individus du groupe sont issus de spores qui auraient pénétré indépendamment les unes des autres dans l'intestin du Copépode.

C'est au contraire, nous le verrons, un caractère éthologique très saillant des *Blastodinium* qu'un individu établi chez son hôte interdit l'entrée de celui-ci non seulement aux germes d'espèces différentes, mais encore à ceux de son espèce. Tous les individus d'un groupe procèdent d'une infestation unique.

Multiplication endogène par scissiparité simple. — Je n'ai pu assister au fait même de l'infestation ni au développement de la spore qui aboutit à la forme *Blastodinium*, telle que nous la connaissons. Mais

la multiplication du parasite dans l'hôte n'est pas limitée à cette période reculée de l'évolution, et nous aurons même de fortes raisons de croire qu'elle ne s'y produit jamais. Quoi qu'il en soit, elle se poursuit longtemps après l'entrée du parasite dans l'hôte, chez des individus que l'on peut considérer comme adultes, puisqu'ils sont toujours en pleine sporogénèse. Multiplication endogène et sporogénèse ne constituent pas en effet deux phases bien distinctes du cycle du parasite, comme c'est le cas pour les sporozoaires exosporés (Coccidies, Grégarines). Elles sont entremêlées, assurant en même temps son expansion au dedans et au dehors.

On peut observer la multiplication endogène chez un ou plusieurs, et même chez tous les individus d'un groupe, quel que soit déjà leur nombre. Dans tous les cas, elle se produit de la même façon.

Voici par exemple un *Paracalanus* à trois *Blastodinium* : deux sont au stade I.4 et le troisième au stade I.8. Celui-ci est d'une taille un peu supérieure à celle des deux autres. Si l'on tient ces trois parasites en observation, l'on verra chez le dernier, et contre toute attente, à ce stade précoce, le trophocyte se scinder, exactement comme s'il allait donner naissance à une nouvelle poussée sporogénétique. Mais en l'examinant avec attention, l'on voit qu'il ne s'est pas préalablement séparé de sa pellicule, de sorte que les deux cellules qui résultent de sa division ne sont pas enfermées dans une commune coque. De plus, ces deux cellules sont homodynames. La cellule postérieure, au lieu de se diviser très rapidement, va rester au repos aussi longtemps que la cellule antérieure, c'est-à-dire au moins jusqu'à ce que les sporocytes qui les environnent et qui ont continué à se multiplier soient libérés. A ce moment, les deux cellules qui se sont formé chacune une coque se sépareront et évolueront isolément et parallèlement dans l'estomac du Copépode.

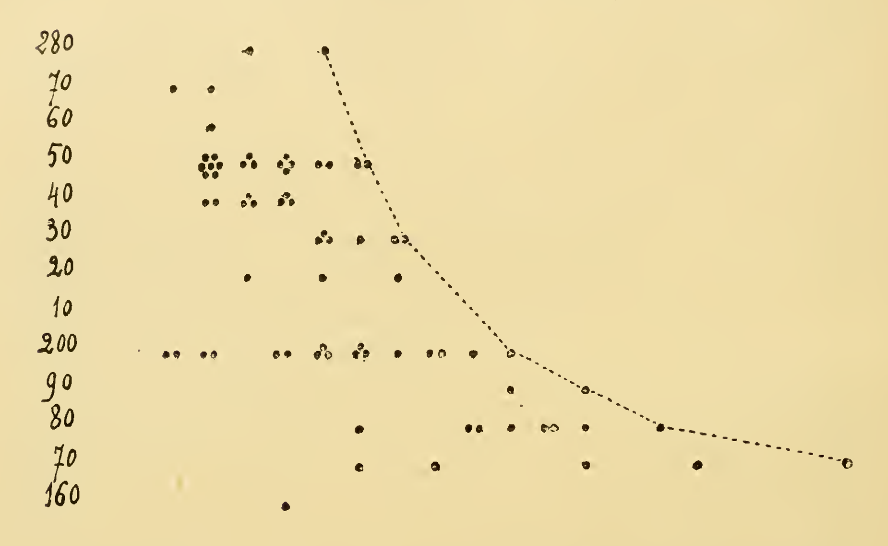
Caractère et marche des divisions simples. — La division simple apparaît ainsi comme étant une scission supplémentaire du trophocyte, intercalée entre deux divisions sporogénétiques, division précoce intervenant avant que le trophocyte ait eu le temps de muer sa nouvelle pellicule.

Cette division supplémentaire a pour effet de retarder quelque peu la division sporogénétique des deux *Blastodinium* fils, de sorte que ceux-ci se trouveront en retard sur les deux individus qui ne l'ont point subie. Mais comme pour la même raison ceux-ci étaient en retard sur le *Blastodinium* père, les quatre individus se trouveront à des stades sensiblement correspondants.

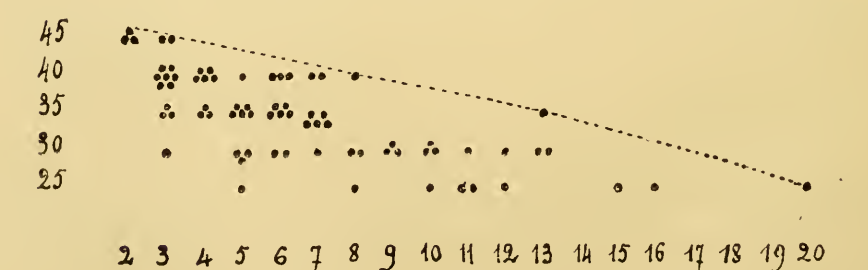
De la même façon se trouve égalisée la taille des quatre parasites. Mais ces régularisations ne sont pas toujours très précises. Elles font

B. spinulosum chez *Paracalanus parvus*.

Fréquence des longueurs en fonction du nombre des individus dans les groupes



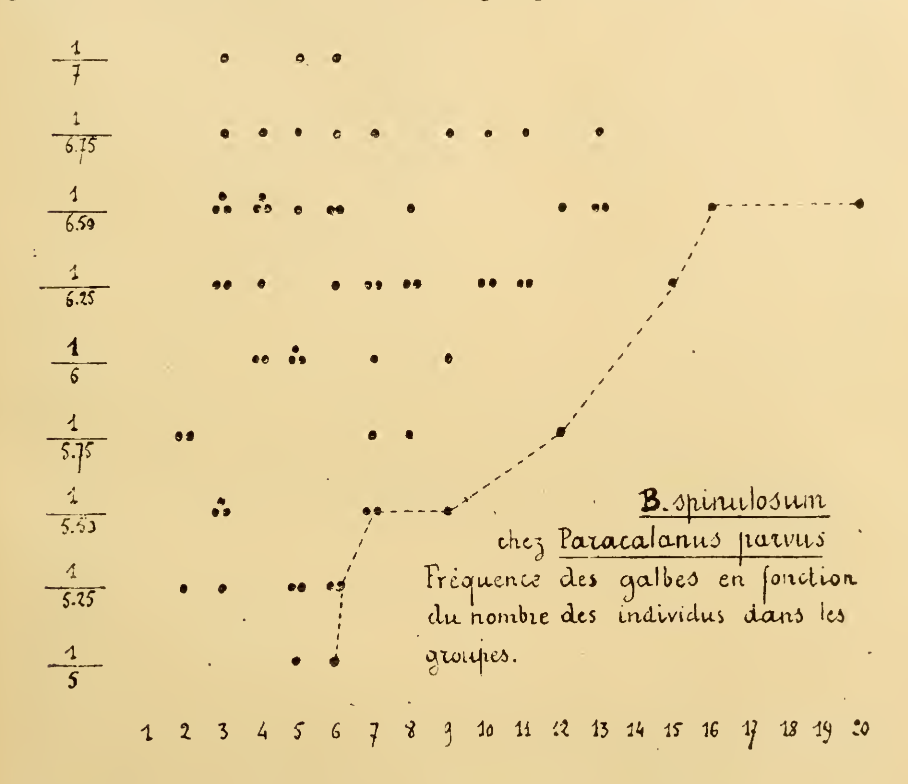
Fréquence des largeurs en fonction du nombre des individus dans les groupes.



naturellement défaut dans les groupes impairs. Mais si la scissiparité ne s'effectue pas d'une manière synchrone, pour tous les individus

issus d'un même germe, elle procède cependant suivant une dichotomie assez précise pour que, même dans les groupes à nombreux individus, il n'y ait jamais entre certains d'entre eux qu'une très faible distance.

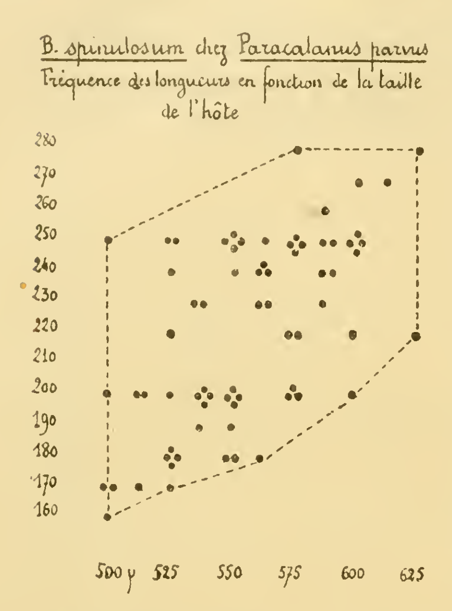
Influence des parasites les uns sur les autres. Influence de l'hote en tant qu'individu. — Maintenant que nous connaissons l'origine et le mode de constitution du groupe, nous avons à examiner



rapidement quelles influences les coparasites exercent les uns sur les autres, et quelles influences aussi ils subissent de la part de l'hôte. Ces influences ne se traduisent guère que par des variations de la taille et du galbe. Nous les résumerons par les constatations suivantes qui découlent nettement de l'examen des courbes construites au moyen des données de notre statistique.

1° A des stades comparables et chez un hôte de même taille, les parasites sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux. Mais cette diminution de taille n'est sensible qu'entre individus appartenant à des groupes d'ordres très différents.

2° Dans les mêmes conditions, le galbe subit aussi un amincissement peu appréciable, et non supérieur aux différences que l'on peut constater entre parasites de groupes égaux. La tendance à la conservation de la forme spécifique est supérieure à l'effet de la compression, et du conflit de croissance.



3° Le nombre des parasites dans les groupes est d'autant plus élevé que l'hôte est plus grand. Ceci peut être vérifié relativement à des espèces hôtes de tailles différentes, telles que *Paracalanus parvus* et les *Clausocalanus* [1]. On connaît la fréquence plus grande chez les derniers que chez le premier des groupes élevés (V. le diagramme p. 111). Mais on peut le vérifier surtout et avec plus de précision relativement aux stades du développement d'une même espèce hôte :

Sur	5 *Paracalanus*	à	2 pléonites	(300 μ)	3 contiennent	1 parasite	
—	—		—		2 —	2 parasites	
—	8 —		3 —	(350 μ)	1 contient	1 parasite	
—	—		—		6 contiennent	2 parasites	
—	—		—		1 contient	3 parasites	

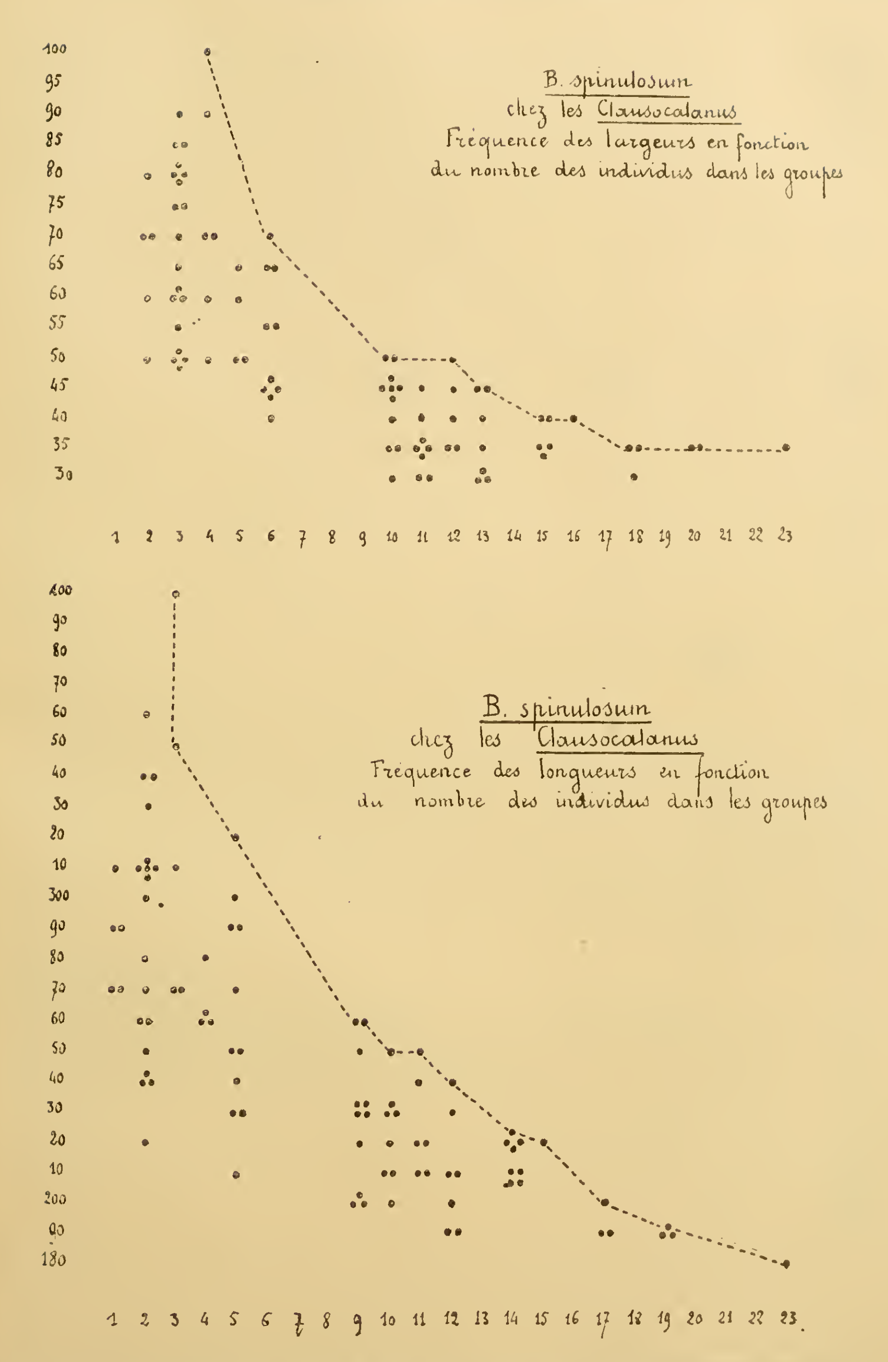
4° A des stades comparables, dans des groupes de même ordre, chez des hôtes de même espèce, la taille du parasite est fonction de celle de l'hôte. Le galbe, au contraire, n'est pas notablement modifié par la taille de l'hôte.

III. *Blastodinium spinulosum* CHEZ LES *Clausocalanus*

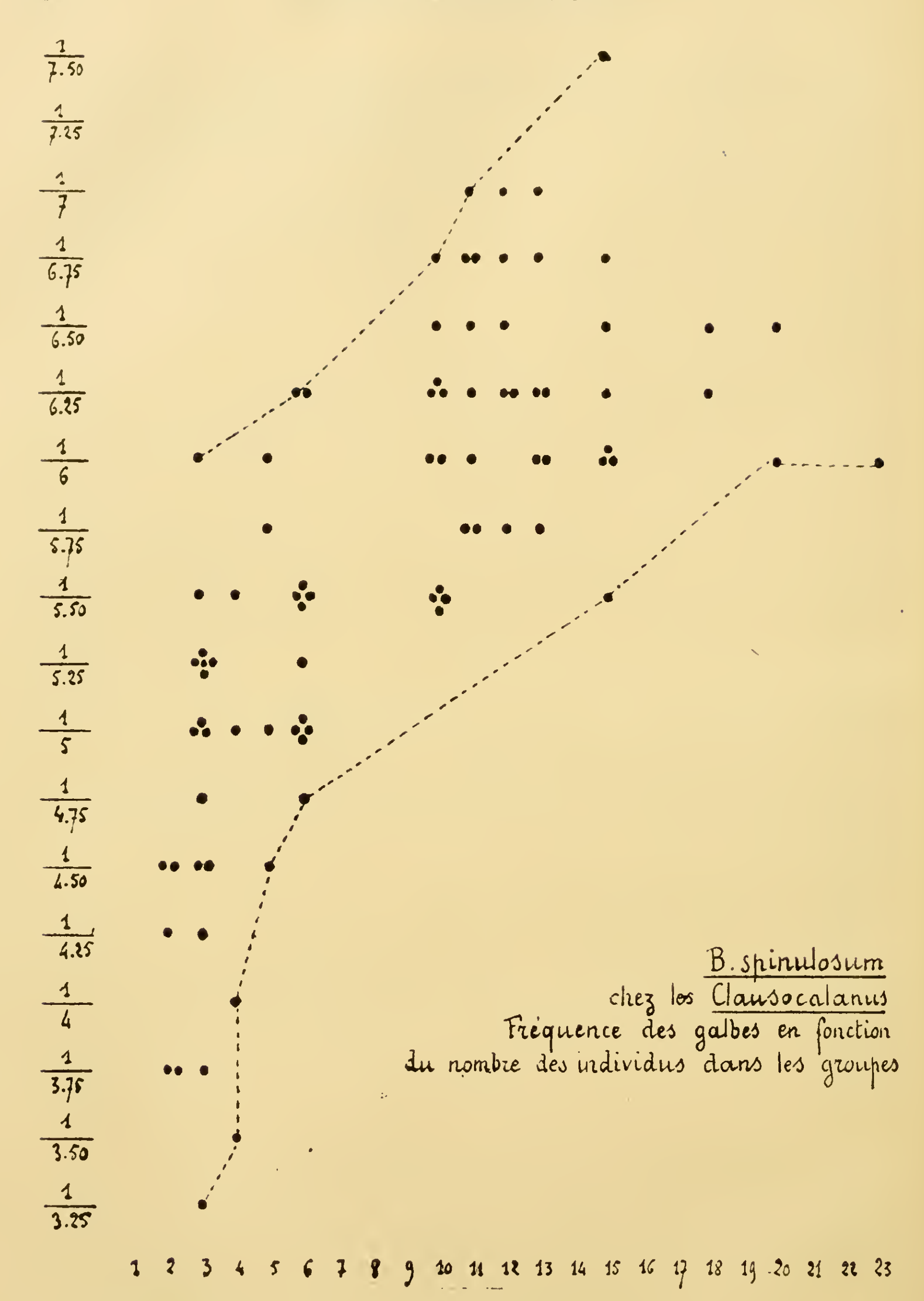
Tout ce que nous avons dit de la morphologie, de l'orientation propre et de l'orientation dans l'hôte, de la structure et des modes de reproduction de *B. spinulosum* chez *Paracalanus parvus*, s'applique intégralement au parasite des *Clausocalanus*.

Nous savons déjà (v. p. 93) que les seules différences qui séparent les

1. Comparer les courbes.



deux parasites sont relatives à la taille, au degré de pigmentation du parasite, tous caractères purement quantitatifs. J'ai dit aussi qu'il y a



une progression continue de ces caractères de l'une à l'autre forme. Mais il n'en est pas de même entre les formes extrêmes parasites des *Clausocalanus* où les variations sont d'ailleurs beaucoup plus étendues que chez

le parasite des *Paracalanus*. De sorte que j'ai été amené à douter de l'unité de l'espèce *spinulosum* chez les *Clausocalanus* et à me demander si certaines de ses formes ne devaient pas être rapportées à l'espèce que nous décrirons après celle-ci : *B. crassum*. La question inverse peut aussi se poser : *B. spinulosum* et *B. crassum* ne sont-ils pas deux formes d'une seule et même espèce ? De tout ceci, nous ne pourrons discuter qu'au chapitre des relations des espèces entre elles (v. p. 241). Et pour l'instant, nous considérerons comme un le parasite des *Clausocalanus*.

Dimensions. — Les différences de taille que nous constatons entre *B. spinulosum P.* et *B. spinulosum C*[1]. participent de la relation que nous avons établie chez les *Paracalanus* entre la taille du parasite et celle de l'hôte. Chez les *Clausocalanus*, cette relation apparaîtra encore beaucoup plus nettement à cause des grands écarts de taille que présentent les hôtes. Les dimensions varient de 180 μ sur 35 μ, ce qui est une taille inférieure à la moyenne de *B. spin. P.* à 400 μ sur 100 μ, qui dépasse de beaucoup la taille maximale de ce dernier : 280 μ sur 40 μ. La taille moyenne est 300 μ sur 60 μ, contre 250 μ sur 40 μ pour *B. spin. P.*

Le diagramme suivant met nettement en évidence une relation entre la taille du parasite et celle de l'hôte.

Galbe. — Chez les *Paracalanus*, nous avons vu que la taille de l'hôte n'influait que très peu sur le galbe des parasites. Le nombre des parasites dans l'hôte ne le modifiait lui-même que dans de très faibles limites.

En passant des *Paracalanus* aux *Clausocalanus*, nous constatons au contraire de grandes variations du galbe allant de $\frac{1}{7,5}$ à $\frac{1}{3,2}$ avec un maximum à $\frac{1}{5,5}$.

Chez *B. spin. P.*, nous allions de $\frac{1}{7}$ à $\frac{1}{5}$ avec maximum à $\frac{1}{6,3}$. Mais on remarquera que chez *B. spin. P.*, le galbe $\frac{1}{7}$ se rencontrait déjà chez des parasites de groupes IV et VI, tandis que chez *B. spin. C.*, il faut pour le trouver, aller jusqu'à un groupe X. Chez *B. spin. P.*, les galbes $\frac{1}{6,25}$ et $\frac{1}{6,50}$ sont les plus fréquents, quels que soient les groupes, tandis que chez *B. spin. C.*, on ne les trouve, eux et les galbes plus effilés, qu'à partir des groupes à plus de 10 individus.

1. C'est ainsi que pour abréger nous distinguons le *B. spinulosum* de *Paracalanus parvus* de celui des *Clausocalanus*.

Ici donc, le nombre des individus du groupe paraît influer plus directement sur le galbe que chez *B. spin. P.*

Groupes. — La prédominance du groupe 3 est encore plus accentuée chez *B. spin. C.* que chez *B. spin. P.* Le diagramme montre en outre que la proportion des groupes à plus de 10 individus est beaucoup plus élevée chez les *Clausocalanus* que chez *Paracalanus*, ce qui confirme la relation que nous avons vu s'établir chez ce dernier entre la taille de l'hôte et le nombre des parasites qu'il contient.

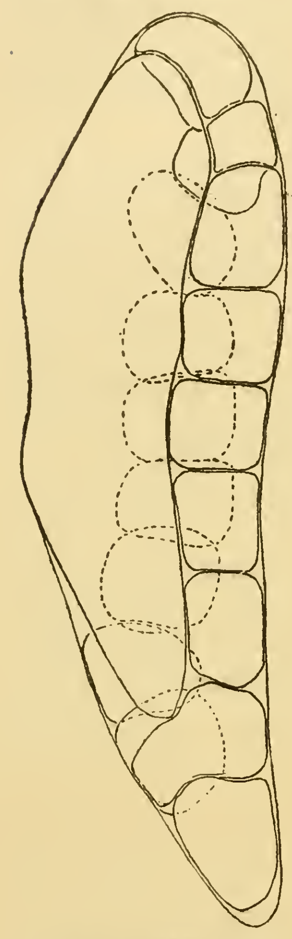


Fig. xxii. *Blastodinium spinulosum* de *Clausocalanus arcuicornis.* Stade I-16. d'un groupe III(× 600).

La figure 38 représente une dizaine de *Blastodinium spinulosum* en place dans leur hôte, un *Clausocalanus furcatus* ♀ à l'avant-dernier stade.

On voit qu'ils ne diffèrent en rien de *B. spin. P.* Un individu à galbe beaucoup moins élancé, d'un groupe III est représenté par la figure xxii. La forme fondamentale reste cependant la même que chez *B. spin.*

B. spinulosum C. est une forme généralement moins fortement pigmentée que *B. spin. P.* La proportion des individus incolores y est plus forte. L'indice de pigmentation est 6.1 au lieu de 7.2 chez *B. spin. P.*

Disons de suite que ce sont les gros parasites dont le galbe est exprimé par un rapport supérieur à $\frac{1}{4,5}$ et dont le nombre dans l'hôte ne dépasse pas 6 ou 8, dont l'identification à *B. spinulosum* est incertaine.

Le lecteur comprendra nos hésitations lorsqu'il nous aura suivi dans l'étude que nous allons faire de *B. crassum* et de sa variété *inornatum.*

IV. Conception générale de l'évolution de *B. spinulosum*

De toutes ces constatations dont nous aurons à faire état lorsque nous étudierons les relations des espèces entre elles, il en est deux qu'il importe de bien mettre en lumière dès maintenant :

La taille et le nombre des parasites augmente au fur et à mesure que s'accroît le Copépode. Si nous rapprochons de ces constatations le fait que, chez les milliers de *Paracalanus* adultes que j'ai examinés, je n'ai jamais rencontré de *Blastodinium spinulosum* solitaires, ni aussi petits que ceux observés chez les hôtes à 2 segments abdominaux, nous serons amenés à conclure que l'infestation n'a lieu qu'aux stades les plus reculés du développement de l'hôte. Nous nous ferons donc de l'évolution de *Blastodinium spinulosum* chez *Paracalanus parvus*, par exemple, la conception suivante :

La dinospore mobile ou enkystée est ingérée par le nauplius, le métanauplius ou la première forme cyclopoïde du Copépode. Elle s'y accroît rapidement, devient biénergide et acquiert la forme *Blastodinium*, très différente de la dinospore. Le parasite s'accroît et se multiplie au fur et à mesure que le Copépode grandit[1], produisant durant toute la vie de celui-ci autant de poussées quotidiennes (?) de 32, 64 ou 128 dinospores, qu'il y a d'individus.

Blastodinium crassum CHATTON 1908

Fig. 39, pl. IV ; fig. 50-53, pl. V, et fig. 114-121, pl. X.

Blastodinium crassum CHATTON (1908, p. 137, fig. 4).

Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* à Banyuls-sur-Mer. Eté. Automne. Fig. 50-53, pl. V, et fig. XXIII.

Sommaire

RELATIONS POSSIBLES AVEC *B. spinulosum*. LA VARIÉTÉ *inornatum*. — En décrivant cette espèce, je me suis exprimé ainsi : « Je donne provisoirement ce nom à des formes solitaires dont le macrocyte (trophocyte) rappelle celui de *B. Pruvoti* (espèce dans laquelle je comprenais alors *B. spinulosum*). Il est fusiforme comme lui, arrondi à l'extrémité

1. Des faits de même ordre ont déjà été mis en lumière par CAULLERY et MESNIL (1893) en ce qui concerne le développement de certaines Grégarines, les *Gonospora* (*G. longissima*) parasites du cœlome de l'annélide *Dodecaceria concharum*. La grégarine ne se rencontre qu'à l'état végétatif chez les *Dodecaceria* non adultes (stade B_1). Chez les *Dodecaceria* au stade B_2, à produits génitaux mûrs, la grégarine sporule de sorte que ses spores sont expulsées avec les produits génitaux de l'hôte.

antérieure, aigu à l'extrémité postérieure, mais beaucoup plus trapu. Il porte aussi une ligne hélicoïdale de spinules, mais il est de dimensions toujours plus considérables. Une seule génération de microcytes (sporocytes) qui sont beaucoup plus nombreux que chez *B. Pruvoti* au même stade. Si je fais des réserves sur l'autonomie de cette espèce, c'est qu'il se pourrait qu'elle représentât une forme solitaire de *B. Pruvoti* qui devrait précisément à son isolement, supprimant le conflit de croissance, son développement plus considérable. »

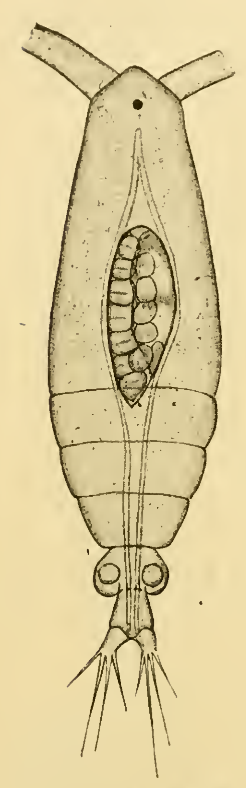


Fig. XXIII. *Calocalanus styliremis* ♀ parasitée par *Blastodinium crassum*. Stade 1-32 (× 150).

Malgré les documents que j'ai recueillis postérieurement à 1908 sur ce *Blastodinium*, la question de ses relations ontogéniques possibles avec *B. spinulosum* ne s'est pas notablement éclaircie. Elle donnera lieu à une discussion qui a sa place au chapitre où il est traité des relations des espèces entre elles. Pour l'instant, je ne vois qu'avantages à la présenter comme une forme autonome.

Elle offre une variété qui en diffère principalement par l'absence de crête hélicoïdale sur sa coque et que nous étudierons séparément sous le nom de *B. inornatum nov. var.*

Hotes. Indice d'infection. — La description suivante s'applique uniquement au parasite de *Paracalanus parvus* Cl., mais *B. crassum* type se rencontre aussi chez *Clausocalanus furcatus* G. Brady. Je ne l'ai observé qu'une fois chez *Cl. arcuicornis* Dana. Le 24 octobre 1912, j'ai trouvé trois *Calocalanus styliremis* Giesbr à l'avant-dernier stade, contenant chacun un *Blastodinium* rigoureusement identique au type.

Sur 327 Copépodes infectés, la statistique donne :

Paracalanus parvus	253
Clausocalamus furcatus	70
Clausocalamus arcuicornis	1
Calocalanus styliremis	3

On voit que *B. crassum* paraît plus abondant chez les *Paracalanus parvus* que *B. spinulosum*. C'est ce qui ressort aussi de l'indice d'infection établi le 25 septembre 1908, où il s'est trouvé 23 *Paracalanus* infestés

sur environ 1.500 examinés, soit 15 pour 1.000 Copépodes parasités, indice beaucoup plus élevé que celui du même hôte infesté par *B. spinulosum* (v. p. 93). Je n'ai pas relevé l'indice d'infection pour *Clausocalanus furcatus*. *B. crassum* est une forme plus commune à Banyuls que *B. spinulosum*, non seulement parce qu'elle est plus abondante, mais aussi par ce qu'elle est moins sporadique.

I. *B. crassum* CHEZ *Paracalanus parvus*

CONDITION SOLITAIRE. — *Blastodinium crassum* est une forme toujours solitaire chez *Paracalanus parvus*. Je n'ai relevé qu'une exception à cette règle. Encore ne s'agissait-il que d'un individu en scissiparité (v. p. 129).

Les figures XXIV montrent la forme d'un parasite et sa situation dans un *Paracalanus* en vue latérale et en vue frontale.

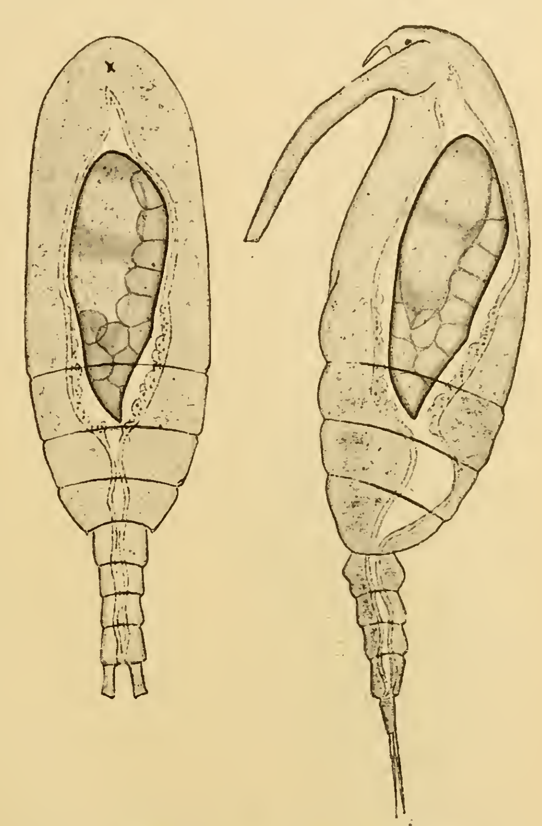


FIG. XXIV. *Paracalanus*] *parvus* parasité par *Blastodinium crassum*, type. Vues de face et de profil. (× 150).

FORME. DIMENSIONS. — Au stade unicellulaire, où le parasite mesure environ 250 μ de long sur 80 μ de large, la forme et l'orientation sont, comme d'ailleurs à tous les stades de la sporogénèse, fondamentalement les mêmes que chez *B. spinulosum* : navette arrondie en avant, aiguë en arrière, mais d'un galbe beaucoup plus trapu. Alors que chez *B. spinulosum P.* le rapport du plus grand diamètre à la longueur du corps est au maximum $\frac{1}{5}$ et chez *B. spin. C.* $\frac{1}{3,2}$ il va chez *B. crassum* de $\frac{1}{3,7}$ à $\frac{1}{2,1}$, $\frac{1}{3,5}$ étant le plus fréquent.

Les dimensions sont en moyenne plus élevées que chez *B. spinulosum*

P. (v. p. 105). Elles sont comprises entre 150 μ sur 50 μ et 320 μ sur 125 μ, les formes de 260 à 300 μ de long et de 75 à 100 μ de large étant les plus fréquentes chez les Copépodes à 4 pléonites.

L'extrémité postérieure, toujours aiguë chez *B. spinulosum*, même à un état avancé de la sporogénèse, ne l'est chez *B. crassum* que chez les individus jeunes à peu de sporocytes. Sous la poussée de ceux-ci qui enflent la coque, cette extrémité se transforme en un cap arrondi.

Les courbes du contour sont beaucoup plus complexes que chez *B. spinulosum* et la symétrie bilatérale, nettement exprimée de cette espèce, n'est reconnaissable chez *B. crassum*, que sur un petit nombre d'individus. Elle est troublée par une légère tendance du corps à se tordre suivant une hélice, hélice qui, nous le montrerons, coïncide avec celle que dessine sur la coque une série de rétinacles exactement comparable à celle qui orne la coque de *B. spinulosum*. Chez *B. spinulosum*, l'axe moyen du corps dessinait un arc de cercle ou de parabole et la symétrie bilatérale était si bien conservée qu'un individu en vue frontale ne se montrait nullement incurvé. Chez *B. crassum*, l'axe moyen du corps a la forme d'une S très ouverte, qui représente la projection d'une hélice à pas très longs. Quelle que soit la face du corps que l'on regarde, celui-ci est toujours incurvé et nettement dyssymétrique.

Orientation propre. — Dans cette dyssymétrie, il y a cependant divers degrés, et chez les individus où elle est le moins convexe on reconnaît facilement comme chez *B. spinulosum* une face convexe ou dorsale et une face concave ou ventrale. Vu par l'une de ces faces, le corps se montre beaucoup moins incurvé que vu latéralement, et la dyssymétrie ne se manifeste guère que par la déviation du côté droit, du tiers postérieur et de la pointe et par la déviation plus légère du côté gauche de la calotte antérieure, ces deux déviations étant absolument constantes.

Crête hélicoïdale. — Mais nous ne pourrions en tout état de cause affirmer que l'orientation d'un de ces individus, de *B. crassum*, ainsi définie par les courbures du corps, coïncide avec celle de *B. spinulosum* si nous n'avions recours au repère que nous fournit la course de la ligne hélicoïdale des rétinacles sur la coque. Cette course est rigoureusement semblable à celle que nous avons reconnue chez *B. spinulosum* : hélice antérieure commençant à droite, descendant de droite à gauche en sens inverse de celui des heures, et se terminant à gauche après un tour et demi du corps. Hélice postérieure commençant au-dessous du point ter-

minal de l'hélice antérieure, sur le même méridien, et se terminant à gauche après un tour du corps.

Orientation par rapport a l'hote. — L'orientation du parasite par rapport à l'hôte est dans le sens antéro-postérieur aussi constante que chez *B. spinulosum*. Dans le sens latéral, elle est quelconque. J'ai pu seulement constater que le plan sagittal du parasite est le plus souvent normal au plan sagittal de l'hôte. Dans cette situation, les individus en sporogénèse ont leur trophocyte du côté droit de l'hôte. Cette orientation existe chez les deux tiers environ des Copépodes, tandis que chez l'autre tiers, c'est l'orientation inverse qui s'observe. Le trophocyte est alors à la gauche du Copépode. D'ailleurs, en raison même du galbe légèrement hélicoïdal du parasite, celui-ci a une tendance à tourner autour de son axe longitudinal, lorsque du fait du péristaltisme intestinal il est projeté d'arrière en avant ou d'avant en arrière dans la cavité digestive.



Fig. xxv. *Blastodinium crassum* d'un *Paracalanus parvus* ♀ à trois pléonites. Stade I vu en surface et montrant le réseau chromoplastique et les spinules. (× 425).

Structure. Pigmentation. — De ce que nous avons dit à ces divers points de vue, de *B. spinulosum*, il n'est rien qui ne s'applique aussi à *B. crassum*. Chez cette dernière forme, la pigmentation du corps paraît généralement plus accentuée que chez la première ; elle est à la fois d'un jaune moins verdâtre et d'une intensité plus grande. Cela est dû en grande partie à l'épaisseur plus considérable du corps, mais aussi, comme l'on peut s'en rendre compte en observant des sporocytes isolés, à un ton plus chaud du pigment lui-même et à une densité plus grande du réseau chromoplastique qui le supporte. L'indice de pigmentation est 75. A noter aussi que, probablement en rapport avec cette masse plus considérable de pigment, d'où il résulte pour la cellule une capacité plus grande à élaborer des matières ternaires, le cytoplasme renferme toujours un plus

grand nombre d'inclusions cellulaires, pyrénoïdes ou globes adipeux, qui sont surtout abondants là où le corps est le plus chargé de pigment, c'est-à-dire dans le cytoplasme équatorial principalement, et dans le cytoplasme polaire.

Mais il se rencontre aussi comme chez *B. spinulosum* des individus aux divers degrés de la dépigmentation et aussi des individus complètement incolores. La dépigmentation est toujours uniforme dans toute l'étendue du corps. Elle est accompagnée d'une réduction très notable des inclusions, qui peuvent même faire défaut. Le réseau chromoplastique peut lui-même disparaître. Le cytoplasme est alors absolument hyalin, laissant voir le fin granulé de la substance nucléaire.

Sporogénèse. — Les phénomènes de la sporogénèse itérative sont exactement comparables à ceux que j'ai décrits avec détails au chapitre précédent. Cela me permettra d'être bref à leur sujet. La première division s'effectue aussi suivant un plan fortement incliné sur l'équateur, d'avant en arrière et de la face ventrale vers la face dorsale. Les deux cellules produites sont subégales. La cellule antérieure ou nouveau trophocyte occupe la région dorsale gauche du corps et la cellule postérieure la région ventrale droite. Cette dernière déborde le trophocyte du côté droit, et comme les sporocytes font de même, le trophocyte se trouve constamment rejeté contre la paroi dorsale gauche de la coque où se trouve par conséquent le hile. C'est là encore une homologie de plus avec *B. spinulosum*. C'est cette situation constante du trophocyte dans la coque qui permet d'orienter très facilement le parasite par rapport au Copépode, et sans l'extraire de celui-ci.

La deuxième division scinde le gonocyte en deux cellules suivant un plan parallèle au précédent. Aussi longtemps qu'on peut les suivre, les divisions successives s'effectuent comme chez *B. spinulosum*, toujours dans le même sens transversal, de sorte qu'ici encore les parasites en sporogénèse formeraient une chaîne linéaire si les sporocytes restaient adhérents bout à bout.

Chez *B. spinulosum*, le nombre maximum atteint par les sporocytes était généralement 64, rarement 128 ; chez *B. crassum*, il est constamment plus élevé ; il atteint généralement 128, rarement 256. Quoique *B. crassum* soit solitaire, son pouvoir d'expansion à l'extérieur n'est donc pas de beaucoup inférieur à celui de *B. spinulosum*, forme grégaire.

Les sporocytes sont rangés en une couche unique dans tout l'espace situé entre la coque et le trophocyte. Ils sont à l'état normal fortement

comprimés les uns par les autres et montrent, vus de face, une section polyédrique. Leur axe est souvent plus long que leur diamètre, de sorte qu'ils apparaissent comme une couche de prismes perpendiculaires au trophocyte, aspect qui est très caractéristique de l'espèce à ce stade. Dans la région postérieure de la coque, ils forment une masse dense où il ne semble point qu'ils soient rangés dans un ordre déterminé.

La déhiscence a lieu presque toujours avant que le trophocyte commence à se scinder pour une nouvelle poussée sporogénétique, de sorte que les stades I-1-128 ou I-1-256 sont très rares. Je n'en ai jamais observé de plus avancés.

On voit que la période est ici plus longue que chez *B. spinulosum* puisqu'elle s'étend normalement sur sept, exceptionnellement sur huit segmentations successives de la cellule mère et des sporocytes, alors qu'elle est limitée chez la première espèce exceptionnellement à sept de ces segmentations.

Rythme sporogénétique nycthéméral. — J'avais été frappé de n'avoir rencontré sur le grand nombre de *B. crassum*, parasites de Copépodes adultes, que j'ai examinés, que très rarement des individus dont les sporocytes étaient en voie de libération, et cela, soit dans des pêches très matinales, effectuées en été peu après 5 heures, soit dans deux pêches effectuées les 21 et 23 juillet 1909 vers 10 heures du soir. C'était aussi dans des pêches matinales que j'avais pu observer, mais rarement, les tout premiers stades de la sporogénèse. Il était naturel de penser que la libération des sporocytes et les premières segmentations de la poussée suivante s'effectuaient normalement la nuit.

J'entrepris, dans le but de vérifier cette hypothèse, une série de pêches. Mais d'abord, le 21 juillet 1909, les *B. crassum* s'étant montrés assez abondants, je fis, dans la journée, trois pêches dont voici les résultats :

21 juillet. — Mer calme ; température de l'eau à 9 heures = 20°, à 15 heures = 22°7.

7 h. 30 — 7 individus —		13 h. 20 — 5 individus —		17 heures — 5 individus —	
Stades..........	I. 128	Stades..........	I. 8	Stades..........	I. 16
—	I. 2	—	I. 16	—	I. 32
—	I. 4	—	I. 32	—	I. 32
—	I. 4	—	I. 32	—	I. 64
—	I. 4	—	I. 64	....	I. 64
—	I. 8				
—	I. 8				

Deux pêches dans la nuit du 23 juillet donnèrent :

23 JUILLET. — Mer calme ; température de l'eau à 15 heures = 22°2.

21 h. 15 — 9 individus		24 heures — 11 individus	
Stades	I. 64	Stades	I. 32
—	I. 128	—	I. 128
—	I. 128	—	I. 128
—	I. 128	—	I. 128
—	I. 256	—	I. 256
—	I. 256	—	I. 256
	I. 2	—	I. n →
		—	I.
		—	I. 1 n →

Deux autres pêches effectuées dans la nuit du 1er au 2 août, entre 1 heure et 5 heures du matin donnèrent les résultats suivants :

2 AOUT. — Mer calme ; température de l'eau à 9 heures = 21°.

1 h. 45 — 8 individus		4 heures — 5 individus	
Stades	I. 16	Stades	I. 64
—	I. 128	—	I. 2
—	I. 128	—	I. 2
—	I. 256	—	I. 2
—	I. 256	—	I. 4
—	I. n →		
—	I. n →		
—	I. 2. n →		

Les mêmes dénombrements ont été répétés le 27 août 1911.

27 AOUT 1911. — Vent du nord dans la nuit. Mer assez calme. Température de l'eau à 15 heures = 22°8.

8 heures — 3 individus		14 heures — 6 individus		17 heures — 4 individus	
Stades	I. 8	Stades	I. 32	Stades	I. 32
—	I. 16	—	I. 32	—	I. 64
—	I. 16	—	I. 32	—	I. 128
		—	I. 64	—	I. 128
		—	I. 128		
		—	I. 128		

De l'inspection des tableaux précédents, il ressort assez nettement, malgré le petit nombre des parasites observés et quelques aberrations, que la sporogénèse de *B. crassum* s'accomplit en plein été suivant un rythme nycthéméral que l'on peut résumer ainsi : les parasites acquièrent le nombre maximum de leurs sporocytes qui est de 128 ou de 256 vers la fin de la journée. Ils le conservent jusqu'au milieu de la nuit, moment où

se produit la déhiscence de la coque et la mise en liberté des sporocytes. A peu près en même temps, se produit une nouvelle division du trophocyte, donnant naissance à une nouvelle cellule-mère. Les segmentations se poursuivent alors de telle sorte que le stade I-16 est atteint vers 8 ou 9 heures du matin ; le stade I-32 vers 11 heures. Nous avions été déjà amenés à soupçonner semblable rythme sporogénétique nycthéméral dans l'évolution de *B. spinulosum.* Mais chez cette espèce, il est beaucoup moins manifeste par ce qu'il est troublé par l'intercalation des divisions scissipares, qui, nous l'avons vu, retardent les divisions sporogénétiques subséquentes.

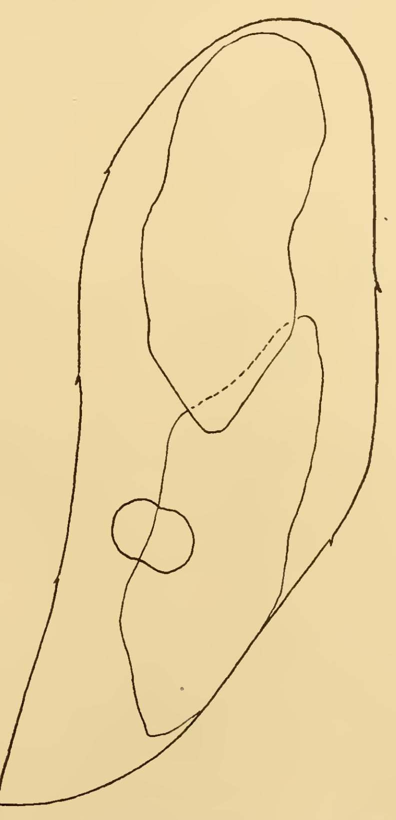


Fig. xxvi. *Blastodinium crassum* de *Paracalanus parvus.* Forme scissipare. (× 360).

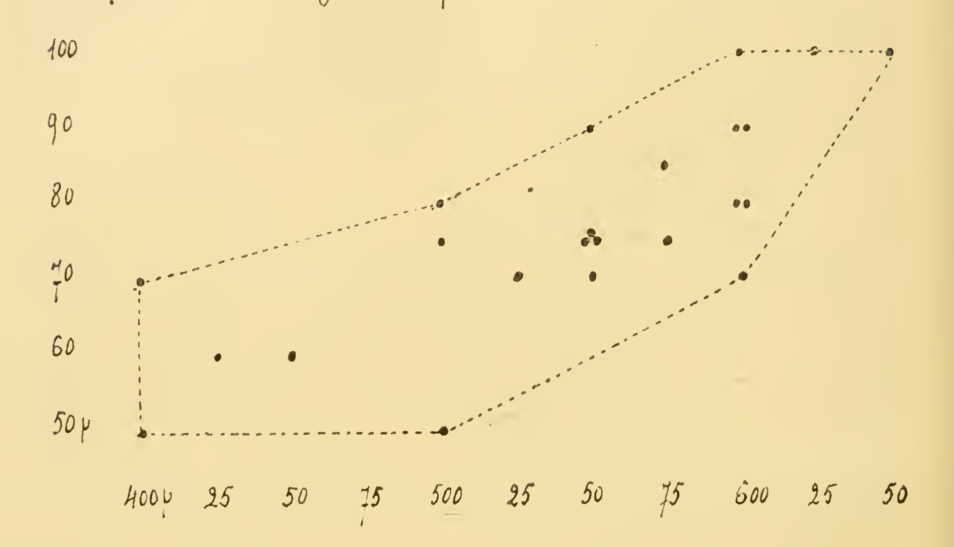
Dans ces observations, il n'a pas été tenu compte de quelques *B. crassum,* qui ont été rencontrés chez des *Paracalanus* jeunes, à deux et trois segments abdominaux seulement. C'est que chez *B. crassum,* comme chez *B. spinulosum,* et chez tous les autres *Blastodinium,* il y a aussi parallélisme entre le développement du parasite et le développement de l'hôte.

Les parasites de Copépodes jeunes n'atteignent pas les stades sporogénétiques maximaux des parasites de Copépodes adultes.

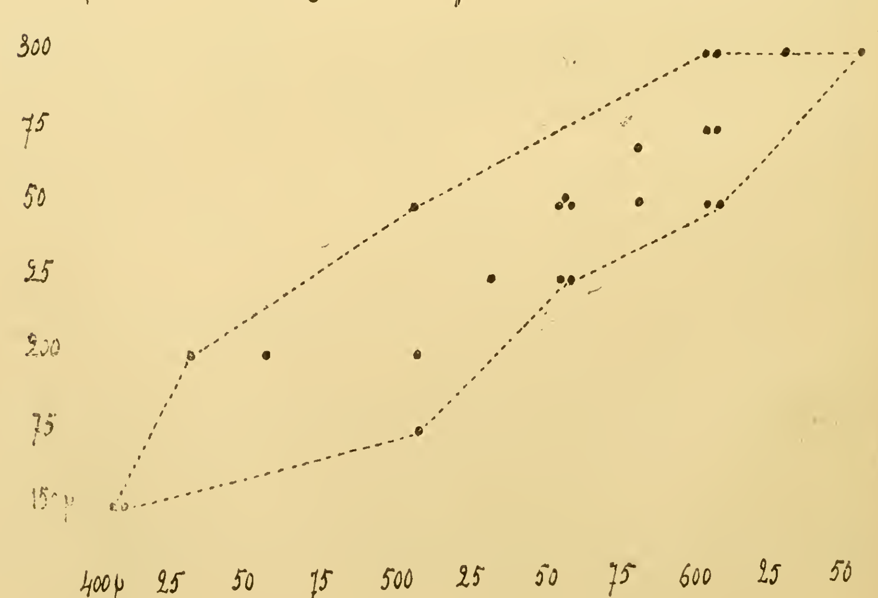
L'existence d'un rythme sporogénétique nycthéméral chez les *Blastodinium* est à rapprocher de la périodicité des divisions de certaines espèces libres. Bergh 1886, puis Apstein (1911 *b*), ont montré que les *Ceratium* et particulièrement le *Ceratium tripos* ne se divisait que pendant la nuit. Et c'est bien la lumière qui conditionne ces divisions puisqu'en été elles ne commencent qu'après 22 heures tandis qu'en hiver elles se produisent dès 17 heures, et même dès 15 heures. Blanc (1888) pour *Ceratium hirundinella* du lac de Genève et Lohmann (1918) pour les

B. crassum chez Paracalanus parvus

Fréquence des largeurs en fonction de la taille de l'hôte



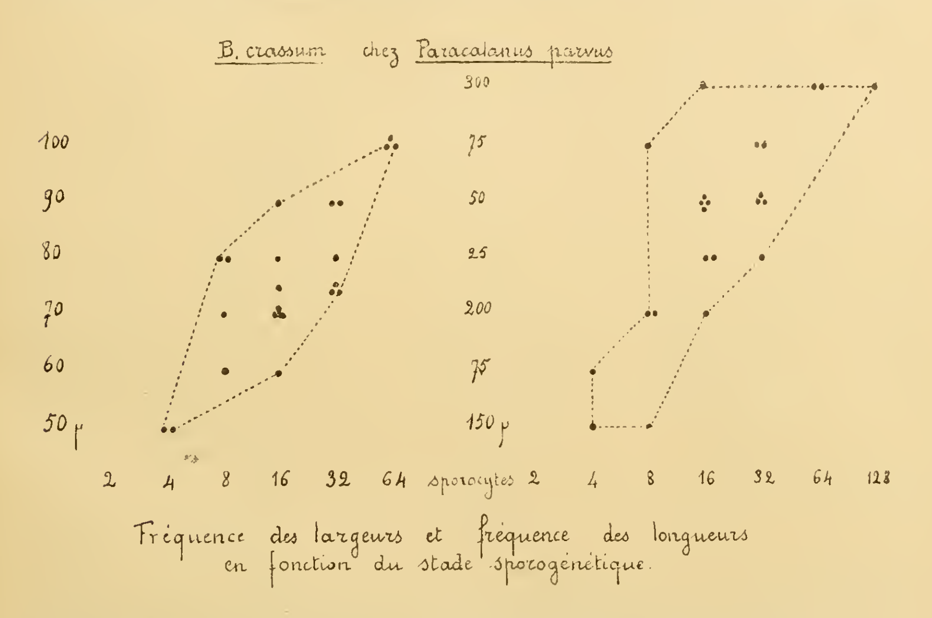
Fréquence des longueurs en fonction de la taille de l'hôte



Coccolitophoridæ constatent aussi que les divisions sont nocturnes.

Scissiparité simple exceptionnelle. — Comme je l'ai dit, je n'ai observé en tout qu'un seul cas de reproduction endogène. Il s'agissait d'un parasite d'un *Paracalanus parvus* à 4 segments abdominaux, au stade I-I-64, et mesurant 300 μ. Il est représenté par la figure XXVI, p. 129.

Variations de la taille en rapport avec le stade sporogénétique et la taille de l'hote. — La condition solitaire de *B. crassum* fait de cette forme un objet d'études plus favorable que ne l'est *B. spinulosum*,



Fréquence des largeurs et fréquence des longueurs en fonction du stade sporogénétique.

des relations entre la taille du parasite et le stade de la sporogénèse d'une part, et entre la taille du parasite et celle de l'hôte d'autre part, car ici, ces relations ne sont pas troublées par la variation du nombre des individus. Les résultats fournis à ce double point de vue par la statistique confirment entièrement ceux que nous avons déjà constaté chez *B. spinulosum*.

1° Variations de la taille en rapport avec le stade sporogénétique.

2° Variations de la taille en rapport avec celle de l'hôte.

Parallélisme du développement de l'hote et du parasite [1]. — En ce qui concerne ce point aussi, les résultats fournis par la statistique sont plus probants qu'ils ne l'étaient pour *B. spinulosum*.

1. Je n'ai pas identifié génériquement ni spécifiquement les cyclopoïdes. Il se peut donc qu'il y ait là des cyclopoïdes de *Clausocalanus*.

Les voici :

Dans 12 cyclopoïdes à 2 pléonites on trouve les parasites aux stades suivants :

I-4 deux fois, I-8 cinq fois, I-16 deux fois, I-32 deux fois, I-64 une fois.

Dans 20 cyclopoïdes à 3 pléonites :

I une fois, I-4 trois fois, I-8 quatre fois, I-16 deux fois, I-32 quatre fois, I-64 trois fois, I-128 trois fois.

On comparera ces dénombrements à ceux faits sur des copépodes à

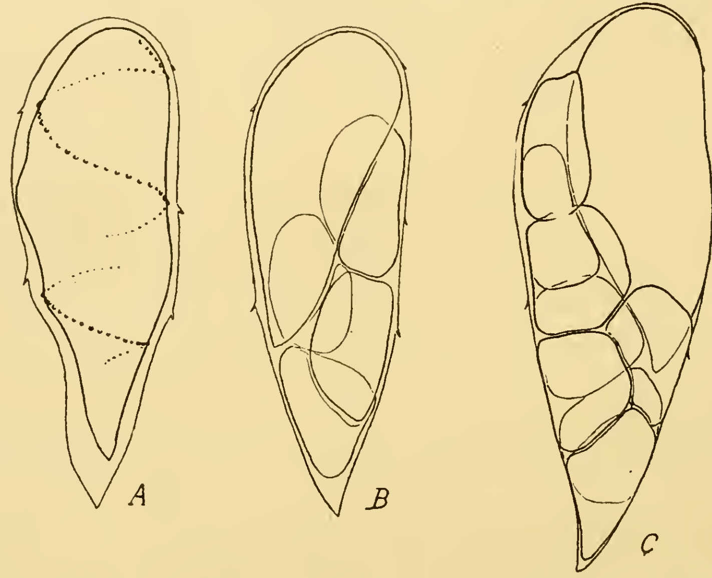


FIG. XXVII. *Blastodinium crassum* de *Paracalanus parvus*. Trois stades successifs pris dans des Copépodes jeunes; *a*, stade I d'un *Paracalanus* à deux pléonites, où l'on voit bien les papilles formatrices des spinules de la coque; *b*, stade I-4 d'un *Paracalanus* à deux pléonites; *c*, stade I-8 d'un *Paracalanus* à trois pléonites.

4 pléonites à propos du rythme sporogénétique nycthéméral, p. 127.

Il est à remarquer que ces cyclopoïdes ont été observés en *plein jour* de mai à novembre [1].

Les parasites des cyclopoïdes à 2 pléonites ne semblent pas dépasser dans la journée le stade I-64, et ceux des cyclopoïdes à 3 segments le stade I-128. Les aberrations que l'on constate chez les parasites de Copépodes à 4 pléonites dans le rythme nycthéméral doivent être attribuées en partie au fait que certains des Copépodes observés viennent de passer du 2e cyclopoïde à la forme adulte. La sénescence peut sans doute exercer elle aussi une action perturbatrice sur le rythme sporogénétique.

1. Voir la remarque p. 128.

VARIATIONS SAISONNIÈRES DU RYTHME SPOROGÉNÉTIQUE. — Mais celui-ci est en outre soumis à des variations saisonnières. Je n'ai malheureusement pu réunir sur ce sujet que très peu d'observations, à cause de l'impossibilité où je me trouvais de séjourner à la mer d'une façon continue et de l'obligation de m'en éloigner précisément au moment de la transition automno-hivernale. Je crois néanmoins pouvoir affirmer l'existence de ces variations.

A la fin de 1906, où j'ai pu prolonger mon séjour jusqu'en décembre, j'ai constaté que la proportion des stades à peu de sporocytes augmentait nettement ; les stades I qui font défaut l'été chez les Copépodes adultes, pendant la journée étaient devenus assez fréquents. Dans les deux dernières semaines de novembre, j'en ai observé une vingtaine dans des *Paracalanus* adultes. La température de l'eau qui, selon toute vraisemblance, est le principal déterminant de ces variations, était tombée de 20°, moyenne de juillet, à 13-14°. Il semble donc qu'au début de l'hiver, la puissance reproductrice du parasite s'atténue. Les choses se passent de même chez *B. Pruvoti*. Au mois de mars et d'avril 1907, les *B. Crassum* faisaient complètement défaut, bien qu'il se trouvât dans le plancton de nombreux *Paracalanus* et quelques *Clausocalanus furcatus* et *arcuicornis*, qui les uns et les autres renfermaient *B. contortum*. C'est à la fin d'avril seulement que *B. crassum* fit son apparition, brusquement, montrant d'emblée ses caractères de belle saison.

En mars et avril 1911, à Villefranche-sur-Mer, je n'ai vu que de rares *B. contortum* dans *Clausocalanus arcuicornis*.

On conçoit combien il serait intéressant de poursuivre des observations de cet ordre en différents lieux et tout le long de l'année. L'étendue du programme qui s'est peu à peu imposé à moi et le peu de temps dont je disposais m'a empêché de le faire.

II. *B. Crassum* CHEZ LES *Clausocalanus*. — *B. crassum* se présente chez les *Clausocalanus* exactement comme chez *Paracalanus parvus*. Les seules différences notables tiennent à la taille et au galbe et à l'existence d'une schizogonie accidentelle. Les premières relèvent de la relation entre la taille de l'hôte et celle du parasite.

La longueur peut aller jusqu'à 350 μ pour le stade I-128, chez un *Clausocalanus furcatus* dont le cephalothorax mesure 750 μ. Les dimensions les plus communes sont 300 sur 100 μ.

Chez le seul *Cl. arcuicornis* adulte où j'ai trouvé *B. crassum* type, et qui mesurait 900 μ, le parasite mesurait 425 μ sur 125 μ, au stade I-128.

Le galbe devient aussi plus trapu qu'il ne l'est chez les *Paracalanus*. Il peut aller jusqu'à $\frac{1}{1,6}$ mais le plus fréquent reste 3.



Fig. xxviii. *Blastodinium crassum* de *Clausocalanus arcuicornis* ♀ d'un groupe IV, homogène. Individu scissipare intermédiaire entre *B. crassum* et *B. inornatum*. Il y a des vestiges de la crête postérieure *c. p.*

Une particularité importante du parasite des *Clausocalanus*, qui, elle aussi, est certainement en rapport avec la taille de l'hôte, est la fréquence plus grande de la scissiparité, qui, nous l'avons vu, est extrêmement rare chez le parasite des *Paracalanus*. J'en ai relevé 6 cas certains.

Dans deux d'entre eux, il s'agissait d'individus encore solitaires à deux trophocytes, l'un au stade I.I.48 (fig. xxviii), l'autre au stade I.I.64, fort semblables à celui, rencontré chez *Paracalanus*, que représente la figure xxvii.

Dans trois autres cas, il y avait deux individus séparés dans chaque *Clausocalanus*.

Chez l'un de ces *Clausocalanus*, chacun des deux parasites présentait déjà deux nouveaux trophocytes indépendants. La schizogonie binaire se poursuit donc au delà du groupe 2.

Le dernier cas est précisément celui d'un *Clausocalanus* de 750 μ à quatre *B. crassum* typiques au stade I- 32 et mesurant 225 μ sur 80 μ, ce qui fait un galbe de 2.8. Leur identification à *B. crassum* ne peut faire aucun doute.

Mais il est assez fréquent de rencontrer chez les *Clausocalanus* des groupes à 3, 4, 5 parasites où ceux-ci ont un galbe un peu plus élancé : 300 μ sur 100 μ = 3, 280 μ sur 65 μ = 4,3, 60 μ sur 300 μ = 5. Ces parasites font ainsi passage aux formes que nous avons rapportées à *B. spinulosum* (fig. xxviii). Il se pose donc ici la question de savoir quelles sont ceux de ces *Blastodinium* qui sont des formes scissipares de *B. crassum* et quels sont ceux qui sont des formes épaissies et accrues par défaut de scissiparité de *B. spinulosum*, ce qui nous amè-

nera naturellement à discuter l'autonomie des deux espèces, qui ne paraissait guère faire de doute chez les *Paracalanus* où manquent les formes de transition (v. p. 241).

Blastodinium crassum inornatum n. var.

Fig. 54-55, pl. VI.

Blastodinium crassum pro parte CHATTON (1908, p. 137).

Type de la variété parasite de *Clausocalanus arcuicornis* DANA, à Banyuls-sur-Mer. Eté. Automne. Fig. 54, pl. VI et fig. XXIX, XXX, XXI.

Sommaire

J'ai longtemps confondu cette forme dans la précédente. Aux stades peu avancés de la sporogénèse, on ne l'en distingue que par l'absence sur sa coque de la crête hélicoïdale, caractéristique par sa constance de *B. spinulosum* et de *B. crassum.*

HOTES. — *B. inornatum* parasite aussi, en plus des gros individus excédant 800 μ, les petits individus qui correspondent, sous les réserves que j'ai formulées, au *Clausocalanus furcatus* BRADY, tel que le définit GIESBRECHT. Je ne l'ai observé que très rarement chez *Paracalanus parvus* CL.

Voici les chiffres fournis par la statistique[1] :

Sur 49 Copépodes infectés par *B. inornatum*, on trouve :

Clausocalanus arcuicornis	34
Clausocalanus furcatus	13
Paracalanus parvus	2

Je n'ai pas fait de numérations en vue d'établir l'indice d'infection.

CONDITION SOLITAIRE OU GRÉGAIRE. — Chez les *Clausocalanus*, le parasite est souvent par groupes de deux et même de quatre individus ; chez *Paracalanus parvus*, il est toujours solitaire.

FORME. STRUCTURE. PIGMENTATION. — Il a la forme générale du type *crassum*, un peu moins trapue cependant, avec une inflexion plus marquée de tout le tiers postérieur du corps. Mais c'est là une différence avec le type *crassum* moyen, qui n'excède pas celle qu'on peut observer

1. La précaution que j'avais prise de noter toujours l'absence ou la présence de crête hélicoïdale m'a permis de faire le départ des formes *crassum* type et des formes *inornatum*.

entre les individus de cette dernière espèce. Un caractère plus saillant est cette dépression très marquée du corps en son milieu dans la région du hile, dépression qui se conserve et s'accuse même aux stades avancés et à laquelle ceux-ci doivent en grande partie leur galbe distinctif.

Le caractère le plus important est l'absence complète de la crête hélicoïdale. L'absence de cette formation est d'autant plus remarquable que les sillons hélicoïdaux du trophocyte auxquels elle correspond sont aussi bien marqués chez ce *Blastodinium* que chez *B. crassum*. L'orientation propre du parasite, et son orientation par rapport à l'hôte sont exactement celles que nous avons définies pour la forme précédente.

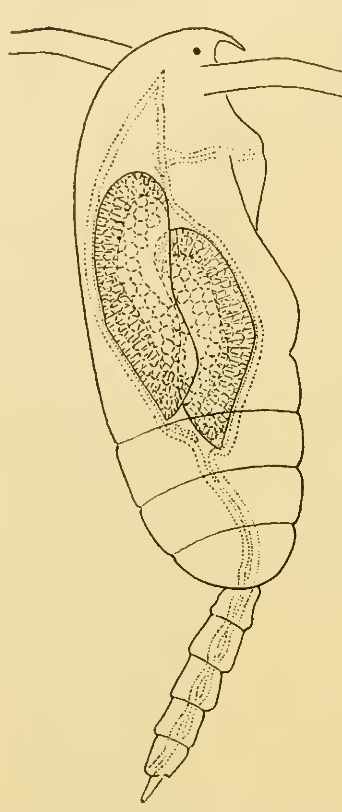


Fig. xxix. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium inornatum*, groupe II (× 110).

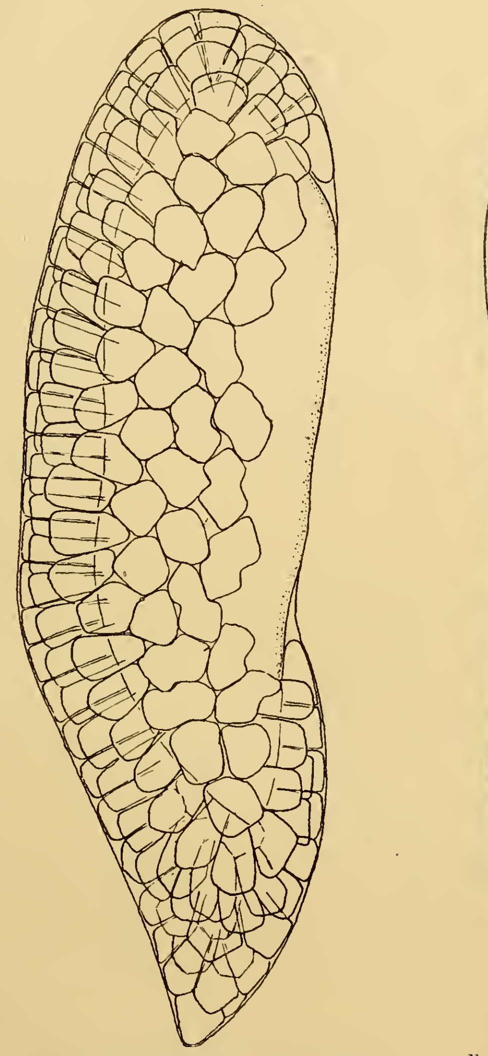
L'individu que j'ai représenté était remarquable par son complet défaut de pigmentation. Les chromoplastes eux-mêmes avaient disparu et le cytoplasme parfaitement hyalin, laissait voir l'emplacement et la structure des noyaux et de leurs centrosphères avec la plus grande netteté. Ces dernières étaient même bien visibles dans les sporocytes, ce que je n'ai constaté que dans ce seul cas.

Cet individu incolore n'est d'ailleurs pas un individu aberrant. S'il est rare d'en trouver d'aussi complètement privé d'appareil pigmentaire, il est fréquent, beaucoup plus fréquent que chez *B. crassum*, d'en rencontrer de fortement dépigmentés. *B. inornatum* est une forme pâle et hyaline. Le vert domine sur le jaune dans le ton du pigment. Son indice de pigmentation est 4.6.

Sporogénèse. Obturation du hile. — La marche de la sporogénèse est en tous points semblable à celle que nous avons suivie chez *B. crassum*, mais elle aboutit à des individus ayant le plus souvent 256 sporocytes, alors que chez *B. crassum* ce nombre est l'exception.

Mais à ces stades, les deux parasites présentent, outre les caractères que nous avons déjà signalés, une différence très marquée dans la forme.

C'est d'abord chez *B. inornatum* l'exagération de la dépression dans la région du hile, puis la tendance du pôle antérieur à devenir aigu, enfin, l'obturation presque complète, quelquefois complète, du hile par



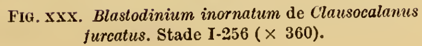


FIG. XXX. *Blastodinium inornatum* de *Clausocalanus furcatus*. Stade I-256 (× 360).

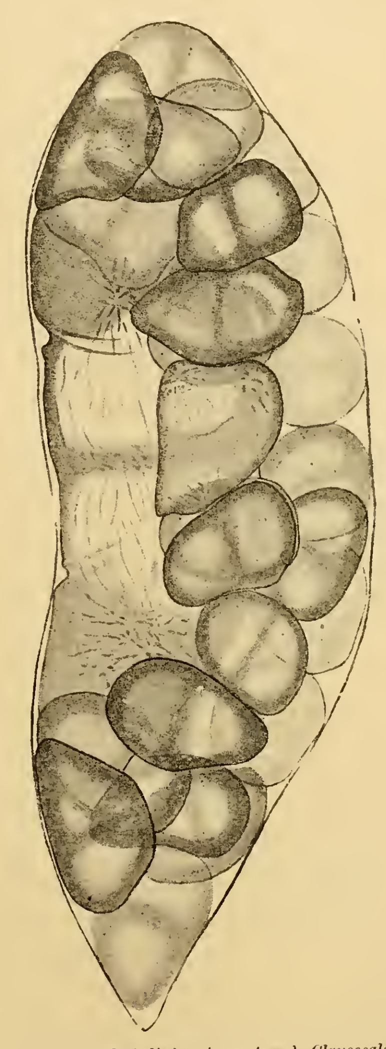


FIG. XXXI. *Blastodinium inornatum* de *Clausocalanus furcatus*, d'un groupe II (×360).

la multiplication des sporocytes qui arrivent à envelopper et à recouvrir le trophocyte. Ces sporocytes, dont la hauteur excède de beaucoup le diamètre semblent implantés sur la surface du trophocyte, normalement à celle-ci. Ils ont la forme de troncs de pyramides à

quatre, cinq ou six pans, dont la grande base est tournée vers l'extérieur.

Il y a, outre ces caractères, des différences de taille notables entre *B. crassum* et *B. inornatum* à l'avantage de ce dernier. Les dimensions des individus solitaires s'élèvent fréquemment à 425 μ sur 150 μ, presque toujours au-dessus de 300 μ chez les Copépodes à 4 segments. Le galbe reste dans les mêmes limites que celui de *B. crassum C.* Cette constatation rentre d'ailleurs dans l'ordre de celles que nous avons déjà faites, chez les deux espèces précédentes, sur le rapport de volume du parasite à celui de l'hôte : elle n'est qu'un cas particulier de la règle générale.

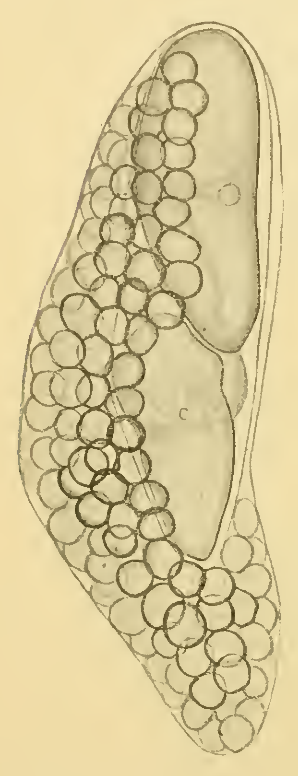


FIG. XXXII. *Blastodinium inornatum* de *Clausocalanus furcatus*. Individu solitaire diblastique à sporulations subintrantes (exceptionnel) (× 220).

Chez un seul individu (fig. XXXII) j'ai observé une scission sporogénétique précoce du trophocyte, suivie d'une nouvelle scission du gonocyte en deux gros sporocytes. Nous voyons se produire pour la première fois ici, une deuxième poussée sporogénétique, précédant la libération des éléments de la première. Ce phénomène des *poussées subintrantes* qui n'est ici qu'un accident se retrouvera à l'état normal et comme caractère de certaines espèces (*B. Pruvoti, B. contortum*) que nous appellerons *polyblastiques*.

SCISSIPARITÉ. — J'ai dit plus haut qu'il était fréquent de rencontrer chez les *Clausocalanus* deux et même quatre parasites dans le même hôte. Les groupes II se rencontrent chez les gros *Cl. furcatus*, et *Cl. arcuicornis*, les groupes IV surtout chez cette dernière espèce. Les individus y sont toujours au même stade de sporogénèse. Ils sont orientés, soit dans le même sens, soit en sens inverse.

J'ai constaté la scissiparité chez des individus solitaires. La figure 55 représente un de ces individus.

VARIATIONS DE LA TAILLE ET DU GALBE. — Ces variations sont exactement de même ordre que celles que nous avons relevées chez *B. cras-*

sum des *Clausocalanus* entre les individus solitaires, grégaires II et grégaires IV.

En somme, *B. inornatum* se comporte à tous égards comme *B. crassum* type.

Blastodinium oviforme Chatton 1912

Fig. 56-65, pl. VI.

B. oviforme Chatton (1912, p. 90).

Type de l'espèce parasite d'*Oithona similis* à Banyuls-sur-Mer. Eté. Automne. Fig. 63-65, pl. VI, et fig. xxxiv et xlviii.

Sommaire

Compréhension de l'espèce. — Je groupe sous le nom de *B. oviforme*

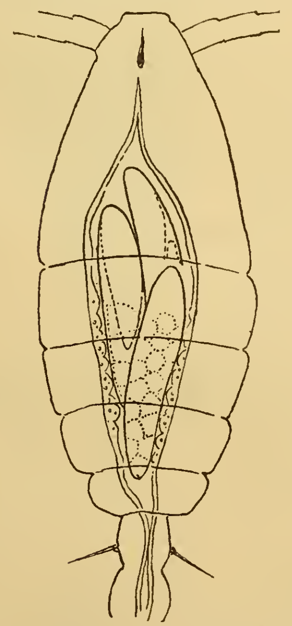


Fig. xxxiii. *Oithona similis* parasitée par *Blastodinium oviforme*. Groupe III d'individus grêles. (× 150).

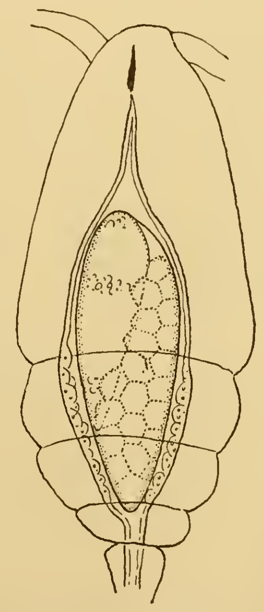


Fig. xxxiv. *Oithona similis* parasitée par *Blastodinium oviforme*, forme ovoïde, solitaire, monoblastique (× 150).

tous les parasites que j'ai rencontrés chez les Cyclopides du genre *Oithona* *O. similis* Cl., *O. plumifera* Baird, *O. nana* Giesbr. Ces *Blastodinium*

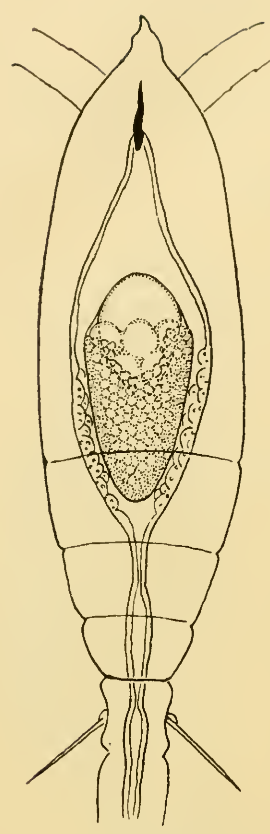


FIG. XXXV. *Oithona plumifera (setigera)*, parasitée par *Blastodinium oviforme* forme ovoïde (type spécifique) solitaire, diblastique. (Croquis rapide) (×150.)

ne paraissent pas différer d'une espèce de Copépodes à l'autre, mais ils montrent par contre chez un même hôte et quelquefois chez un même individu, une variabilité déconcertante de tous les caractères que, chez les autres *Blastodinium*, nous voyons conserver une grande fixité, et qui nous servent en conséquence à définir les espèces : la condition solitaire ou grégaire, l'absence ou la présence de la frange hélicoïdale, le galbe du corps, la structure mono- ou polyblastique. Et ce n'est pas seulement par leur amplitude que les variations de ce *Blastodinium* sont remarquables ; elles le sont aussi par leur fréquence. Toutes celles que j'ai relevées et que je décrirai plus loin, se sont présentées sur moins de 80 Copépodes infestés.

HOTES. — Ce nombre restreint de Copépodes examinés ne tient pas à leur rareté dans le plancton de Banyuls. Si je n'ai rencontré *O. plumifera* que deux fois dans mes pêches, *O. similis* et surtout *O. nana* s'y trouvent très fréquemment et ces dernières, certains jours, en nombre considérable. Mais les essaims parasités sont sporadiques et l'indice d'infection y est, m'a-t-il semblé, beaucoup moins élevé que celui des *Paracalanus* parasités par *B. crassum* et *B. spinulosum*.

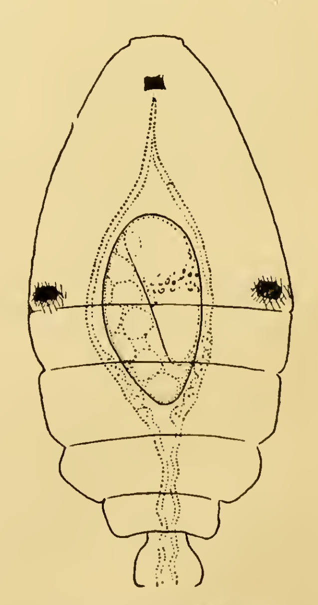


FIG. XXXVI. *Oithona nana* parasitée par *Blastodinium oviforme*. Forme ovoïde, solitaire, monoblastique. (× 150).

Sur 77 *Oithona* infestées relevées dans la statistique,

il y a 49 *O. similis* ;
27 *O. nana* ;
1 *O. plumifera*.

CONDITION TANTÔT GRÉGAIRE, TANTÔT SOLITAIRE. — *B. oviforme* est tantôt grégaire, tantôt

solitaire, et selon qu'il est l'un ou l'autre, son développement et sa morphologie diffèrent à partir de certains stades. Nous étudierons d'abord les stades peu avancés, monoblastiques, n'ayant pas plus de 16 ou de 32 sporocytes, qui sont eux-mêmes très polymorphes.

La grande majorité des formes qui se présentent à ces stades confinent nettement au type *spinulosum-crassum* ; et ceci, bien qu'elles soient de

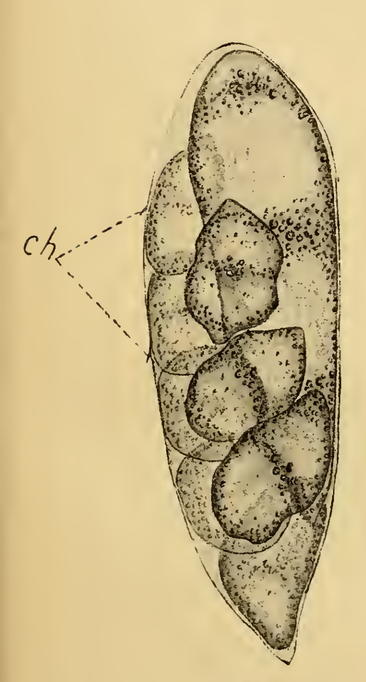


Fig. XXXVII. *Blastodinium oviforme* d'un groupe III d'*Oïthona similis* ♀ à trois individus semblables, à crête hélicoïdale antérieure conservée. (× 360).

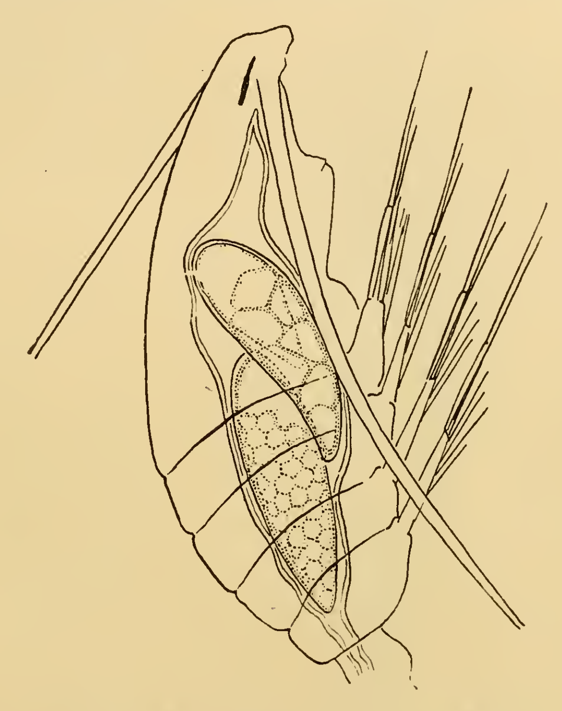


Fig. XXXVIII. *Oïthona similis* parasitée par *Blastodinium oviforme*, forme moyenne, groupe II, individus monoblastiques. (Croquis rapide). (× 150).

galbes très différents. Il y a en effet des formes grêles, des formes moyennes et des formes globuleuses.

a) Formes grêles. — Elles sont le plus souvent grégaires. Les groupes sont de deux, de trois, plus rarement de quatre individus. Elles mesurent en moyenne 200 μ sur 30 μ, et se rapprochent beaucoup de *B. spinulosum*. Elles n'en ont cependant pas la forme élancée, le profil régulièrement incurvé, le pôle postérieur acuminé. Mais la polarité est très nettement exprimée ; elle est de même sens que chez les espèces précédentes. Ces formes ont une crête hélicoïdale. Mais cette formation ne se présente chez

elles ni avec le degré de développement, ni avec la constance que nous lui connaissons chez *B. spinulosum* et chez *B. crassum*. Chez nombre d'individus, la crête fait complètement défaut, et dans le même groupe il peut se trouver des individus qui la présentent, bien développée, et d'autres qui en manquent complètement. Mais chez ceux qui la possèdent, rarement elle est complète ; le plus souvent, elle est réduite à l'hélice antérieure. Les croquis XLIV représentent trois individus extraits d'une *Oithona similis*, dont deux sont tota-

Fig. XXXIX. *Oithona similis* ♀ parasitée par *Blastodinium oviforme* de type moyen ; groupe III, dont un individu (*a*) en complète atrophie. (× 150).

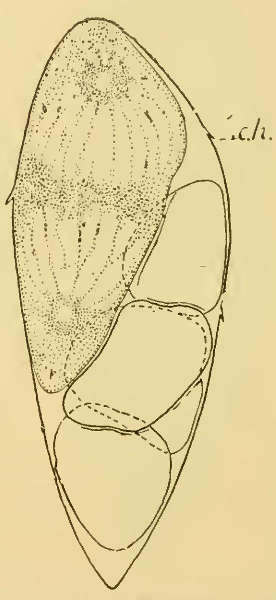


Fig. XL. *Blastodinium oviforme d'Oithona similis.* Individu trapu d'un groupe III (dont un en atrophie). Crête hélicoïdale (c. h.) antérieure conservée. (× 360).

lement dépourvus de crête, tandis que l'autre ne possède de celle-ci que la moitié antérieure. Ces trois individus sont représentés en place dans le Copépode par le croquis XXXIII. On voit qu'ils y sont rangés sans ordre et sans orientation précis.

La pigmentation est généralement bien développée, mais il peut se trouver aussi des formes incolores. Dans les unes et les autres, le spectre chromatique est très apparent. L'indice de pigmentation est de 7.1

b) Formes moyennes. — Elles aussi sont en général grégaires. Elles mesurent en moyenne 230 μ sur 60 μ. Le ventre est plus rempli et le pôle

postérieur généralement plus pointu. La crête hélicoïdale s'y observe aussi, mais avec la même inconstance que chez les formes grêles. Elles se rapprochent plus du type *crassum* que les précédentes ne se rapprochaient du type *spinulosum*.

Le croquis XXXIX montre trois parasites moyens dont un dégénéré en situation dans une *Oithona*. On remarquera combien mal leur forme est adaptée à la vie grégaire dans l'étroit espace où ils se trouvent. Le contraste à ec point de vue est frappant, entre ce *Blastodinium* et *B. spinulosum* par exemple.

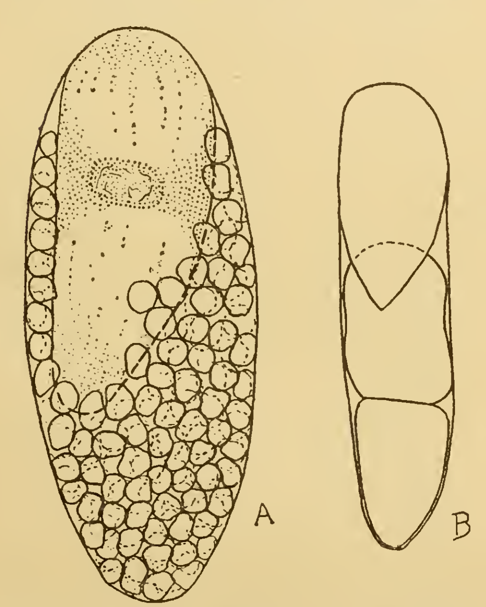


FIG. XLI. *Blastodinium oviforme* d'un groupe II d'*Oithona similis* ♀ ; *a*, individu globuleux monoblastique *b*, individu au stade I-2 consécutif à une émission de spores. (× 360).

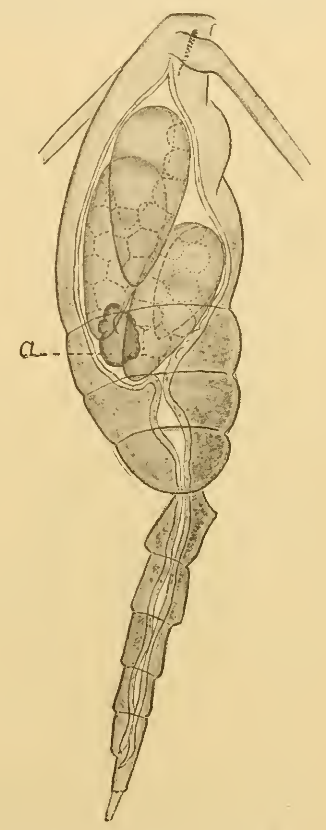


FIG. XLII. *Oithona similis* parasitée par *Blastodinium oviforme*, forme globuleuse ; groupe IV, dont un individu (*a*) en complète atrophie. Les autres monoblastiques. (× 150).

Il semble que c'est à ce défaut d'adaptation, à la gêne et au conflit de croissance qui en résultent, qu'il faille attribuer la régression très fréquente, presque constante dans les groupes de trois ou quatre individus — c'est le nombre maximum que j'ai relevé — de l'un des parasites. La figure XLII montre précisément en plus des trois individus normaux le vestige d'un quatrième, reconnaissable encore à sa coque fripée et à la structure de son cytoplasme. Je n'ai observé semblable

phénomène ni chez les formes grêles ni chez aucun autre *Blastodinium*.

c) Formes trapues. — Le plus souvent solitaires. Elles sont du type *crassum* pur, et ne s'en distinguent que par le développement incomplet de la crête hélicoïdale. Mais, comme parmi les formes grêles et moyennes, on peut trouver de rares individus où l'hélice postérieure est apparente. D'autres par contre en manquent complètement.

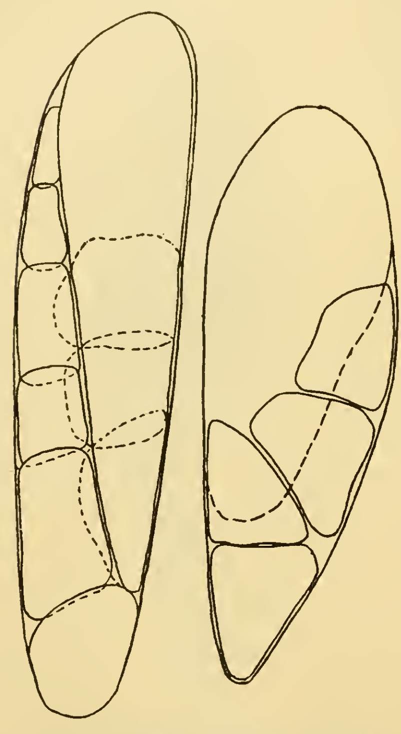


Fig. xliii. *Blastodinium oviforme d'Oithona similis* ♀. Deux individus dissemblables d'un groupe II. (× 360).

d) Formes ovoïdes. — Le plus souvent solitaires. Elles mesurent jusqu'à 270 μ sur 100 μ. La forme est turgide, les sinuosités du profil ont disparu, le pôle postérieur s'est arrondi, toutes modifications qui semblent être dues à la poussée que les sporocytes exercent sur la coque. Ces formes ovoïdes paraissent en effet dériver directement des formes trapues par suite de la prolongation de la sporogénèse. Certaines d'entre elles montrent encore nettement la crête hélicoïdale antérieure. Ce sont ces formes qui constituent le type de l'espèce.

Hétérogénéité morphologique fréquente du groupe. — Il est très important d'ajouter ici, parce que nous en tirerons argument lorsque nous discuterons de l'unité spécifique de *B. oviforme*, que des parasites de types différents peuvent se trouver groupés dans le même individu Copépode, ce que nous n'observerons chez aucun autre *Blastodinium*.

Ainsi, les deux parasites figurés ci-contre, en xliii, l'un de type grêle, l'autre de type moyen, se trouvaient côte à côte dans une *Oithona similis*. On remarquera qu'ils étaient cependant au même stade, et présentaient le même degré de pigmentation. Des trois coparasites de la fig. xliv un seul présentait une crête hélicoïdale de spinules, et seulement sur sa moitié antérieure.

Sporogénèse. — La sporogénèse suit, dans tous ces individus, quel

que soit leur forme, exactement le même cours que chez *B. crassum* ou chez *B. spinulosum*. Je n'ai guère de documents sur les stades très jeunes. Une seule fois, j'ai trouvé un trophocyte isolé, aigu postérieurement, fortement étranglé en son milieu, comme nous en retrouverons dans les formes à sporogénèse prolongée.

Nous pouvons nous faire une idée de la marche de la sporogén`se par

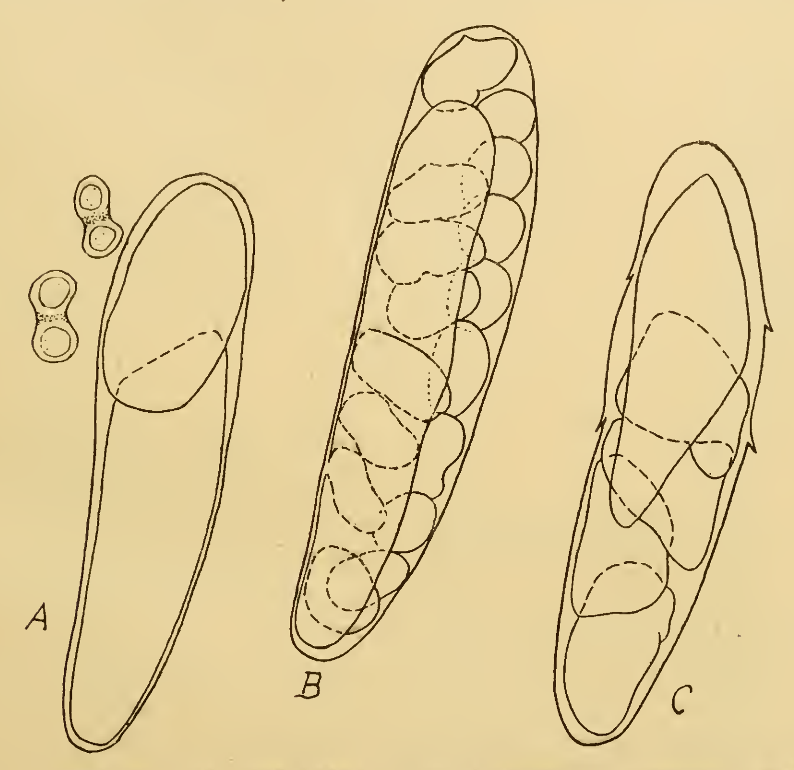


FIG. XLIV. *Blastodinium oviforme* d'*Oithona similis* ♀ ; individus d'un groupe III, dissemblables, l'un à crête antérieure conservée ; *a*, vient de sporuler. (× 360).

ce que nous voyons dans les trois individus provenant de la même *Oithona* représentés par la fig. XLIV.

La première segmentation atteint ici un degré d'inégalité qui n'est jamais réalisé chez *B. spinulosum* et chez *B. crassum*. Le gonocyte a deux fois la longueur du trophocyte. Semblable inégalité s'observe aussi dans l'individu de la fig. XLI, qui coexistait dans une *Oithona similis* avec la forme ovoïde représentée à ses côtés. Tandis que le gonocyte se divise, le trophocyte s'allonge et tend à reprendre sa forme primitive. Celle-ci étant réalisée, le nombre des sporocytes ayant atteint 32, peut-

être 64, la déhiscence a lieu. C'est ce qui résulte, de la manière la plus nette, de l'examen des trois individus *a, b, c,* de la fig. XLIV. L'individu *a* venait de sporuler. Autour de lui se trouvaient encore la coque ancienne et quelques sporocytes non encore évacués. L'individu *b*, dont le trophocyte occupe toute la longueur de la coque et dont les sporocytes étaient environ deux fois plus gros que les sporocytes libérés de l'individu *a*, était prêt à sporuler après avoir effectué sa cinquième division sporogénétique qui eût porté le nombre de ses sporocytes à 32. L'état de l'individu *a* montre aussi que la première segmentation suit de très près la déhiscence.

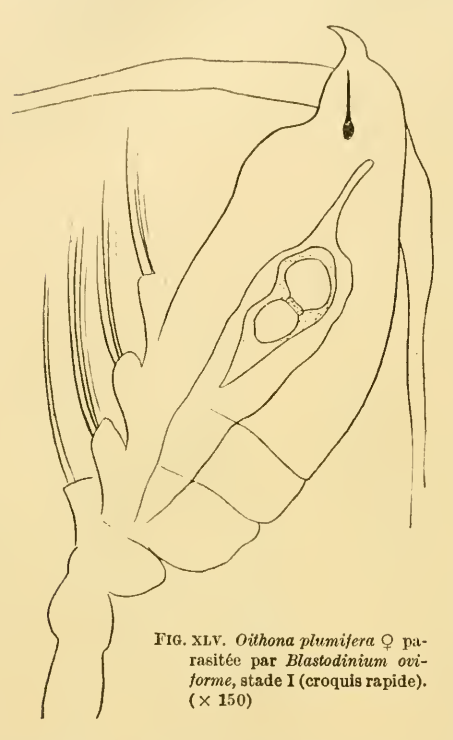


FIG. XLV. *Oithona plumifera* ♀ parasitée par *Blastodinium oviforme*, stade I (croquis rapide). (× 150)

Je n'ai jamais rencontré de formes grêles a plus de 32 sporocytes. La période sporogénétique maximale est donc 5 pour ces formes grêles, égale ou inférieure par conséquent à celle de *B. spinulosum*, très inférieure à celle de *B. crassum*.

VARIABILITÉ DE LA PÉRIODE SPOROGÉNÉTIQUE. PROLONGATION DE LA SPOROGÉNÈSE. — Mais la période sporogénétique n'est pas chez *B. oviforme* d'une plus grande fixité que les autres caractères. Elle varie aussi dans des limites très étendues, selon que les parasites sont solitaires ou grégaires. Chez les premiers qui sont presque toujours, nous l'avons vu, des parasites trapus, elle s'allonge considérablement ; la multiplication des sporocytes n'est pas gênée par un conflit mécanique et trohique de croissance de plusieurs individus.



FIG. XLVI. *Blastodinium oviforme d'Othona nana*. Sporocytes. (× 550).

C'est cette sporogénèse prolongée que nous allons suivre maintenant, à partir des individus ovoïdes.

Le parasite de la figure 62 est au stade I-32. Il présente encore sa crête hélicoïdale antérieure. Aux stades ultérieurs, je n'ai jamais constaté

la présence de cet ornement ni sur la coque externe, ni sur les coques anciennes. On remarquera la condensation précise du pigment dans le cytoplasme périphérique et équatorial, ce qui est un caractère assez général de ces formes. La présence de sporocytes en avant du trophocyte est exceptionnelle.

L'individu 60 est au stade I-64. On remarquera l'étranglement médian du trophocyte, qu'il faut se garder de prendre pour l'ébauche d'une scission. Cet étranglement se retrouve aux stades suivants chez la plupart des individus. Le trophocyte tout à fait antérieur, tendant à devenir axial est en situation normale. Chez les individus qui sont au stade I-128, la forme tend à devenir régulièrement ovoïde. Le parasite 63 qui est au même stade constitue une exception, par son galbe asymétrique et l'acuité du pôle postérieur, et rappelle les formes du type *crassum*.

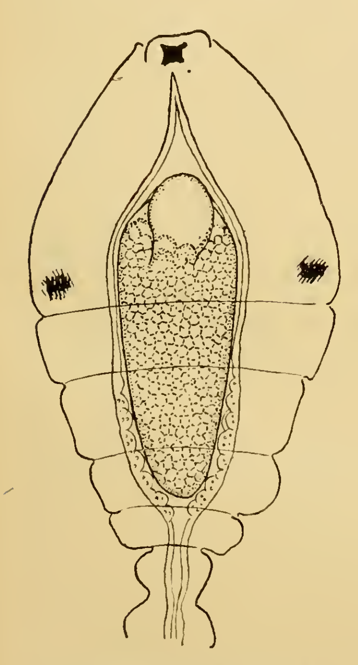


FIG. XLVII. *Oïthona nana* parasitée par *Blastodinium oviforme*. Forme ovoïde diblastique solitaire. (× 150).

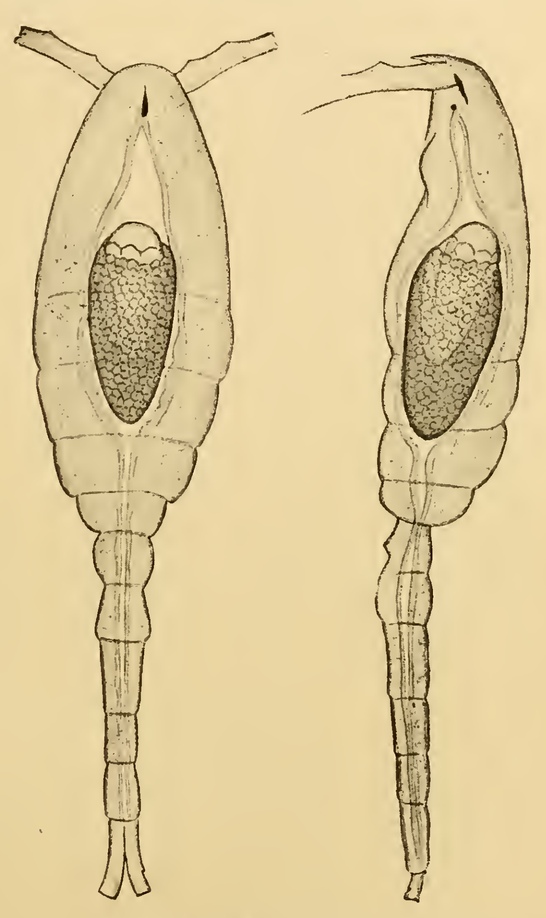


FIG. XLVIII. *Oïthona similis* ♀ parasitée par *Blastodinium oviforme*, forme solitaire triblastique (× 150). (Vue dorsale et de profil.)

Poussées sporogénétiques subintrantes ; stades di et triblastique. — Il semble que chez certains individus tel celui de la fig. xli qui faisait partie d'un groupe pair, la sporogénèse s'arrête à ce stade. Mais chez d'autres, tandis que les sporocytes se préparent à de nouvelles divisions, on voit le trophocyte se scinder lui aussi, produire avant l'achèvement de l'ancienne, une nouvelle poussée sporogénétique. Et c'est là pour nous un fait nouveau. Chez les *Blastodinium* étudiés jusqu'ici, la division du trophocyte ne survenait normalement qu'après la libération des sporocytes de la poussée précédente. Il n'y avait jamais deux poussées consécutives emboîtées dans le même individu. Ceux-ci n'étaient jamais constitués que par un seul feuillet de sporocytes. En un mot *B. spinulosum* et *B. crassum* sont des formes *monoblastiques*. *B. oviforme* devient donc, lorsqu'il prolonge sa sporogénèse, *diblastique*, et même *triblastique*.

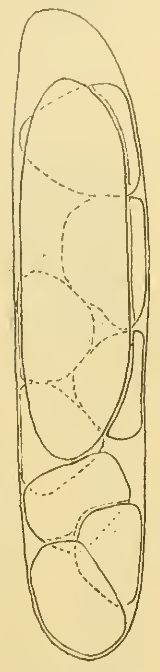


Fig. xlix. *Blastodinium oviforme*, trophocyte et sporocytes extraits d'un parasite solitaire polyblastique. (× 360).

Le parasite de la figure 64 montre la scission du trophocyte achevée. Il est au stade I-1-256. Le nouveau gonocyte se divise dès lors rapidement. Il forme 2, 4, 8, 16 sporocytes de seconde poussée tandis que les sporocytes de la première n'effectuent qu'une seule division. Le *Blastodinium* atteint ainsi le stade I-32-512. Il ne dépasse guère ce stade, cependant le trophocyte peut se diviser à nouveau avant le déhiscence de la première coque. C'est le cas pour le parasite 65, qui peut être considéré comme triblastique. Je n'en ai jamais observé de plus développé. Les figures xxxv le représentent en place, dans une *Oithona similis* vue de face et vue de profil. De face, il a la silhouette d'un ovoïde parfait. De profil,il montre son pôle antérieur, son trophocyte et sa coque II déviées de l'axe de l'ovoïde du côté du dos du Copépode. Les coques successives, semblables entre elles, sont tangentes intérieurement par leurs pôles antérieurs. Chacune repose dans la masse des sporocytes contenus dans la coque précédente comme un œuf repose dans son coquetier, les sporocytes ne remontant pas au delà des deux tiers postérieurs des coques. J'insiste sur cette structure, car elle est très caractéristique et, sauf à n'être pas toujours aussi parfaitement géométrique, très constante chez les formes diblastiques.

Ces formes ne sont pas rares.

Voici d'ailleurs la proportion des différentes formes, telle qu'elle ressort de la statistique :

Oithona	à individus	grêles ou moyens	solitaires	3
—	—	—	grégaires II	8
—	—	—	grégaires III	13
—	—	trapus ou ovoïdes	solitaires	9
—	—	—	grégaires II	9
—	—	—	grégaires III	11
—	—	—	polyblastiques	33

Ce sont ces dernières qui resteront le type *oviforme*, au cas où l'on démembrerait l'espèce telle que je la comprends actuellement.

Car il se pose ici la question de savoir si toutes les formes parasites des *Oithona* que je viens de décrire constituent bien une seule et même espèce.

Je ne dissimulerai pas que je considère la question comme insoluble en l'état de nos moyens. Mais même purement conjecturale, une discussion sur ce point ne peut que guider les recherches ultérieures. Il y a cependant intérêt à la renvoyer au chapitre où seront étudiées les relations des divers *Blastodinium* entre eux, car nous aurons à chercher dans la connaissance plus précise que nous avons des autres espèces, des documents capables d'éclairer la question qui se pose au sujet de celle-ci.

Blastodinium Pruvoti CHATTON 1906

Fig. 36, pl. IV; 66-77 *b*, pl. VII; 122-126, pl. XI.

B. Pruvoti pro parte CHATTON (1906, p. 981, fig. III, IV, V).
B. Pruvoti pro parte CHATTON (1908, p. 135, fig. I).
B. Pruvoti PAVILLARD (1909, p. 277).
B. Pruvoti emend. CHATTON (1912, p. 89).

Type de l'espèce parasite de *Clausocalanus arcuicornis* DANA à Banyuls-sur-Mer. Eté. Automne. Fig. 36, pl. IV; 66-70, pl. VII, et fig. L, LI, LIV, LV.

Sommaire

HOTES. — L'espèce se rencontre aussi chez *Clausocalanus furcatus*.

Je ne l'ai jamais observée chez *Paracalanus parvus.* C'est là une notable différence qui la sépare des cinq autres formes : *B. spinulosum, B. crassum B. crassum inornatum, B. contortum hyalinum* qui parasitent indifféremment *Paracalanus parvus* et les *Clausocalanus.*

J'ai rectifié précédemment (**1912** et ce mémoire, p. 87) l'erreur que j'avais commise en confondant en une même espèce *B. Pruvoti* et *B. spinulosum,* et en mélangeant les stades de leur développement, ce qui m'avait fait citer parmi les hôtes de celui-là *Paracalanus parvus.* On se rendra d'ailleurs compte, à comparer les deux formes, que l'erreur n'était pas grossière.



Fig. L. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium Pruvoti.* Groupe III. (× 150.)

Condition grégaire. — Comme *B. spinulosum, B. Pruvoti* est aussi une forme essentiellement grégaire. Le nombre des parasites varie entre 2 et 5.

Sur 138 *Clausocalanus* à *B. Pruvoti* relevés :

1	renfermait	1	individu
6	renfermaient	2	individus
102	—	3	—
26	—	4	—
3	—	5	—

Ici, beaucoup plus encore que chez *B. spinulosum,* le groupement 3 prédomine.

Trois individus bien développés sont figurés en place dans un *Clausocalanus arcuicornis* adulte (fig. 36). Trois autres à un stade plus reculé sont représentés dans un *Clausocalanus* à 4 pléonites, mais n'ayant pas encore subi la dernière mue. Dans un *Clausocalanus* à 2 pléonites, j'ai trouvé un individu isolé au stade unicellulaire, le plus reculé que j'aie pu observer.

I. Forme unicellulaire solitaire.

Forme. Dimensions. — C'est par cet individu solitaire et unicellulaire que nous commencerons l'étude de l'espèce. Il est représenté par la figure 73. Il mesure 140 μ de long. Contrairement à ce que nous

avons observé jusqu'ici, ce plus grand diamètre se trouve non pas dans la région équatoriale, ou vers la limite des deux tiers antérieurs, mais plus haut encore, dans le premier quart du corps. A ce niveau, celui-ci porte une saillie très prononcée, qui sur la coque apparaît comme une sorte de bec. Cette particularité mise à part, la forme fondamentale est celle d'un *B. spinulosum* ou d'un *B. crassum*. La polarité est très accusée, du fait de la position très antérieure du plus grand diamètre. Le pôle antérieur est bien arrondi ; le pôle postérieur assez longuement et progressivement atténué se termine en pointe. Les courbes du profil sont assez complexes, mais le galbe général est rectiligne. La constriction équatoriale bien marquée chez l'individu que nous décrivons n'est pas constante.

Orientation. — La rigidité du galbe ne permet pas d'assigner pour l'instant à notre parasite une orientation propre, comparable à celle des autres espèces. Quant à l'orientation par rapport à l'hôte, elle est dans le sens longitudinal conforme à la règle. Dans le sens latéral, elle peut être définie par la position du bec antérieur qui est toujours ventral. Nous verrons par l'étude des stades plus avancés que la face qui le porte correspond bien à une face incurvée semblable à la face ventrale de *B. spinulosum*.

Crête hélicoidale résiduelle. — Chez un certain nombre de ces individus solitaires et unicellulaires, j'ai observé des sillons analogues à ceux de *B. spinulosum* ou de *B. crassum*, mais toujours incomplets. Et sur la coque, chez deux individus seulement, j'ai vu, mais avec une entière certitude, le vestige d'une crête hélicoïdale réduite à un très court segment de l'hélice postérieure. Chez les autres individus, il n'y en avait pas trace ; aux stades plus avancés jamais non plus je n'en ai observé.

Structure. Pigmentation. — La structure est celle de *B. spinulosum*. L'individu que nous décrivons la montrait avec une particulière netteté, à cause de son complet défaut de pigmentation. On y voit les deux gros noyaux en calotte, cloisonnés par des travées cytoplasmiques, et les centrosphères logées dans leur concavité. Les images sont presque superposables à celles qu'Ishikawa (**1894** et **1899**) a dessinées pour *Noctiluca miliaris* (fig. clviii, p. 421).

La dépigmentation n'est pas toujours aussi complète qu'elle l'était chez notre individu, où le réseau chromoplastique lui-même fait défaut, mais la densité de ce réseau n'est jamais aussi grande, et la teinte du pigment n'est jamais aussi forte que chez les individus bien colorés de *B. spi-*

nulosum. Comme *B. inornatum, B. Pruvoti* est une espèce pâle, ainsi qu'en témoigne l'indice de pigmentation global de l'espèce : 4.5, le plus faible de ceux que nous ayons relevé jusqu'ici.

Les individus unicellulaires de *B. Pruvoti* sont rares. C'est en raison de cette rareté que je n'ai pu chez eux étudier la sporogénèse, comme je l'ai fait pour *B. spinulosum.* Nous nous adresserons donc de suite à des stades plus avancés.

II. Formes sporogénétiques.

Différences morphologiques avec les formes unicellulaires. Inconstance du bec antérieur. — Chez *B. spinulosum,* les stades sporogénétiques ne différaient nullement par leur forme des stades unicellulaires. Chez *B. oviforme,* au contraire, nous avons vu la forme se modifier au fur et à mesure que la sporogénèse progressait. Il en est de même chez *B. Pruvoti,* mais à un moindre degré. Et chez cette espèce, nous avons un point de repère qui nous permet d'affirmer qu'en dépit des différences de galbe qui les séparent, toutes ces formes appartiennent bien à la même espèce. Ce repère, c'est le bec ventral antérieur. Il y a une certaine proportion de *B. Pruvoti* qui, aux stades sporogénétiques, montrent encore plus ou moins nettement ce bec. Et comme ceux chez lesquels il fait complètement défaut ne diffèrent des autres par aucun autre caractère constant, force nous est de les considérer comme appartenant tous à la même espèce.

Variabilité de la forme et du galbe aux stades monoblastiques. Analogies avec *B. spinulosum.* — Ce n'est pas que la forme générale soit toujours semblable à elle-même. Elle est sujette à des variations beaucoup plus importantes que chez *B. spinulosum,* ou chez *B. crassum.* La confrontaion des figures en donne une idée. On y voit, outre des formes moyennes de 350 μ sur 70 μ dont le galbe est 5, des formes courtes, trapues, mesurant 300 μ de long sur 80 μ de large, ce qui donne un galbe de $\frac{1}{3,7}$, d'autres allongées, grêles, mesurant 325 μ de long sur 50 μ de large, ce qui donne un galbe de $\frac{1}{6,5}$. Les premières ont conservé de la forme initiale le port plus ou moins rigide, les autres se sont au contraire notablement incurvées. Si la polarité est chez les unes et chez les autres toujours bien conservée, la forme même des pôles, surtout du pôle postérieur est sujette à varier largement. Très aigu et nettement crochu chez

certains individus, ce pôle est au contraire chez d'autres arrondi et non dévié. On trouve même des formes dont l'axe dessine une S très ouverte, comme celle de *B. crassum*. Il y a d'ailleurs tous les intermédiaires entre ces différentes formes et toutes les combinaisons possibles de leurs caractères. La considération des formes incurvées permet de ramener la forme



FIG. LI. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*. Trois individus d'un groupe III à trois stades successifs (× 360).

de *B. Pruvoti* à celle de *B. spinulosum*. N'était l'absence de crête hélicoïdale chez la première espèce, l'on éprouverait souvent de sérieuses difficultés à attribuer certains individus à l'une plutôt qu'à l'autre. On remarquera en effet que chez ces formes incurvées regardées de profil, la face concave, et le bec qui lui correspond toujours, étant à gauche, le trophocyte se trouve comme chez *B. spinulosum*, et *B. crassum* au contact de la face convexe, et en avant (du côté de l'observateur). Par homologie

avec ce que nous avons vu chez *B. spinulosum* et *B. crassum*, nous pouvons donc considérer comme ventrale la face concave et comme dorsale la face convexe. Et remarquons que cette orientation propre du parasite coïncide lorsqu'il est solitaire, avec celle de l'hôte. On se souvient en effet que chez les formes solitaires, le bec est toujours dirigé du côté de la face ventrale du Copépode. La présence du bec permet ainsi d'orienter des formes sans incurvation ou courbées en S.

FIG. LII. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*. Stade I-4. Remarquer le bec antérieur du trophocyte.

MARCHE DE LA SPOROGÉNÈSE. POUSSÉES SUBINTRANTES. — Chez *B. spinulosum*, le stade I-64 marque, le plus souvent, nous l'avons vu, la fin d'une période sporogénétique. La déhiscence se produit avant que le trophocyte subisse une nouvelle scission. Chez *B. Pruvoti*, dès le stade I-32, le trophocyte entre lui aussi en division, alors que les sporocytes qui l'entourent sont encore loin du moment de la libération.

Les croquis LI représentent trois individus extraits du même *Clausocalanus* qui offraient au même moment les trois stades de début de la seconde poussée sporogénétique. Cet échelonnement des stades sur les trois individus d'un groupe est très fréquent chez *B. Pruvoti*. On voit que les scissions du trophocyte sont moins obliques qu'elles ne le sont chez *B. spinulosum*, et que plus encore que chez cette dernière espèce, il y a une différence de taille entre les deux cellules-filles, au profit de la postérieure.

KINÈSES. SCISSIONS. — En raison de la pigmentation réduite ou nulle du trophocyte, la marche des kinèses peut y être suivie assez aisément sur le vivant.

Les croquis 74 à 77 représentent les stades successifs de la scission du trophocyte en trois cellules chez un individu au stade I-32, préparant sa deuxième poussée sporogénétique. En 74, on voit le trophocyte au repos, en télophase quiescente, avec ses deux noyaux séparés par le cytoplasme équatorial, ses deux centrosphères polaires et leur fuseau.

Le croquis 75 représente la séparation des centrosphères, filles des premières, suivant de très près la bipartition qui les a produites. Ce stade est

très fugace et je ne l'ai vu qu'une fois. Le phénomène était notablement plus avancé dans la moitié postérieure que dans la moitié antérieure du trophocyte. Cette avance ne fait que s'accentuer aux stades suivants. Une constriction est déjà nettement indiquée au niveau du cytoplasme

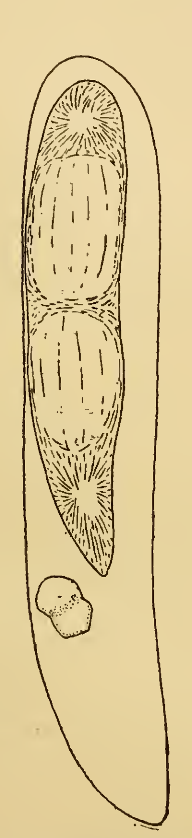


Fig. LIII. *Bl stodinium Pruvoti* de *Clausoc lanus arcuicornis*. Stade I-128.

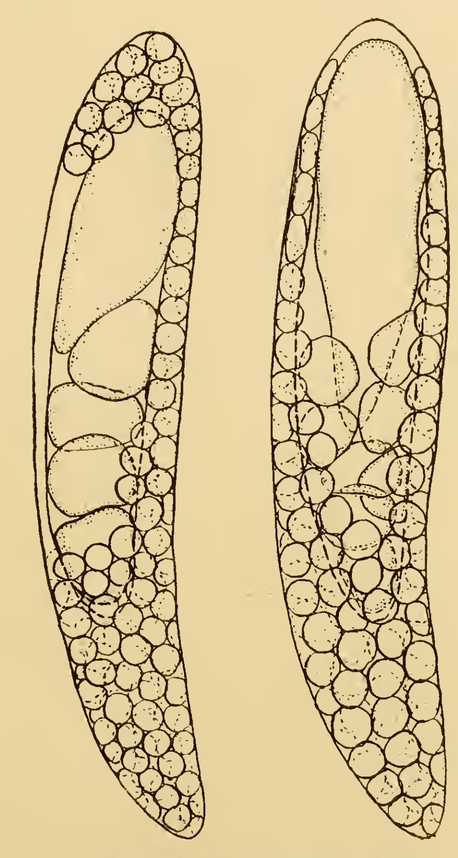


Fig. LIV. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus furcatus*. Deux individus diblastiques d'un groupe III (× 360).

équatorial ; elle séparera une cellule antérieure nettement plus petite que la postérieure.

Le croquis 76 représente les deux cellules complètement séparées. Dans l'antérieure, le système karyokinétique s'est figé en télophase jusqu'à la prochaine poussée sporogénétique, mais le cytoplasme équatorial n'est pas encore complètement tassé entre les deux noyaux fils.

Dans le gonocyte, les bipartitions vont se précipiter. Le stade de mésophase y est très éphémère. A peine un peu de cytoplasme s'est-il insinué

entre les deux noyaux fils que les autres sont à nouveau divisés et que l'orientation des éléments nucléaires se modifie. Très rapidement, les deux noyaux fils se sont mis eux-mêmes au fuseau tandis qu'entre eux la scission cytoplasmique est en train de s'effectuer (fig. 77). Mais souvent les deux nouveaux noyaux sont eux-mêmes en télophase (c'est dire qu'il y a déjà quatre noyaux), que la scission des deux cellules-filles est encore incomplète ou même seulement ébauchée.

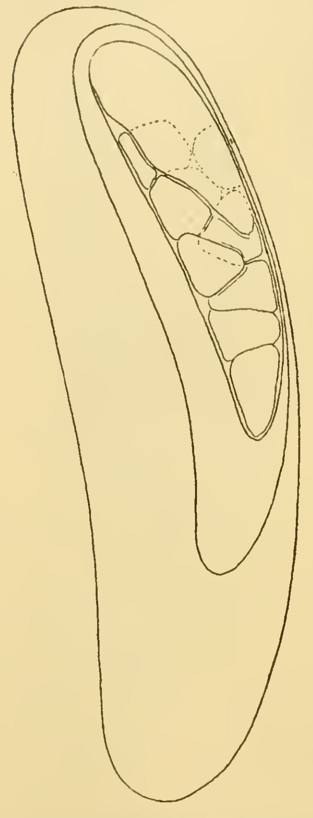


Fig. LV. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*, forme triblastique d'un groupe II. (× 260).

Dans l'individu que représentent ces figures, il ne s'est pas écoulé plus d'une heure et demie entre le stade initial et celui où les trois premières cellules étaient complètement séparées. Les divisions paraissent donc ici s'effectuer plus rapidement que chez *B. spinulosum.*

Stades di- et triblastiques. — Le parasite est maintenant constitué par deux poussées emboîtées de sporocytes. Il est diblastique. Les segmentations des sporocytes de seconde poussée se poursuivent ensuite suivant le mode habituel. En même temps, les sporocytes I continuent eux-mêmes à se multiplier et ils forment autour de la coque II une masse très dense, non sans toutefois ménager du côté dorsal du parasite un vaste hile dont l'étendue correspond à toute la surface de tangence des coques I et II.

Les figures 66 et 69 représentent des parasites aux stades I.2.512 et I.32.512, auxquels nous sommes maintenant arrivés. A partir de ce dernier stade où le nombre maximum des sporocytes que présentent les individus de cette espèce est atteint, il ne se produira plus de segmentations dans la coque externe. Elles se poursuivront au contraire sous les coques centrales Au stade I.16.128 ou I.16.256, ou aux stades I.32.128, ou I.32.256, — il y a cet égard une assez grande variabilité, — le trophocyte se scinde à nouveau pour une nouvelle poussée sporogénétique. C'est généralement avec cette nouvelle scission du trophocyte que coïncide la déhiscence. de la coque externe et la libération des sporocytes I.

Mais il arrive cependant qu'une, deux et même trois segmentations de la nouvelle cellule-mère puissent se produire, donnant naissance à un troisième feuillet de sporocytes. Ce stade triblastique I.8.32.512 est le stade le plus complet que *B. Pruvoti* puisse atteindre à Banyuls-sur-Mer, chez *Clausocalanus arcuicornis* (fig. LV).

DIMENSIONS, FORME, STRUCTURE, PIGMENTATION AUX STADES POLYBLASTIQUES. — A ces stades maximaux de la sporogénèse, le parasite mesure jusqu'à 425 μ de long sur 95 μ de large, ce qui fait un galbe de $\frac{1}{4,4}$. Mais on trouve des parasites diblastiques et même triblastiques ne mesurant que 260 μ sur 60 μ dont le galbe est $\frac{1}{4,3}$. Il en est de plus trapus de 300 μ sur 80 μ dont le galbe est $\frac{1}{3,7}$ ce qui est un maximum, et de très élancés, de 325 μ sur 50 μ dont le galbe $\frac{1}{6,5}$ est un minimum. La moyenne des parasites mesure 350 μ sur 70 μ avec $\frac{1}{5}$ comme galbe. Le volume du parasite s'accroît donc fortement au cours de la sporogénèse.

La différenciation polaire s'est atténuée par arrondissement du pôle postérieur, et la concavité ventrale s'est plus ou moins comblée, toutes modifications causées par la distension des coques sous la poussée de la masse des sporocytes. Le trophocyte est repoussé tout à fait en avant, de sorte qu'au pôle antérieur les coques emboîtées sont tangentes intérieurement les unes aux autres. Le hile est toujours bien conservé ; les sporocytes I ne masquent que rarement la coque 2, et jamais la coque 3.

Les sporocytes se compriment fortement les unes les autres, à tel point que chez les parasites qui n'ont pas subi le contact direct de l'eau de mer, ils paraissent former un tissu compact.

La pigmentation est le plus souvent faible ; mais comme le pigment a une teinte plus brune que chez les autres espèces, les gros individus offrent dans leur ensemble une teinte beige. La partie antérieure du parasite paraît toujours moins foncée que la partie postérieure. Le trophocyte et les sporocytes les plus récents n'ont pas en effet un réseau chromoplastique plus serré ni plus épais que les sporocytes anciens, et comme ils sont plus gros, et par conséquent moins nombreux, la masse totale de pigment absorbant la lumière est beaucoup plus faible dans la région antérieure que dans la région postérieure. Il ne faut pas confondre cet aspect avec celui qu'offre fréquemment *B. contortum* chez qui les éléments

du pôle antérieur qui sont de même calibre que ceux du pôle postérieur sont réellement moins pigmentés que ces derniers (v. p. 189 et 192). J'ai déjà dit que l'indice de pigmentation global de l'espèce était 4,5.

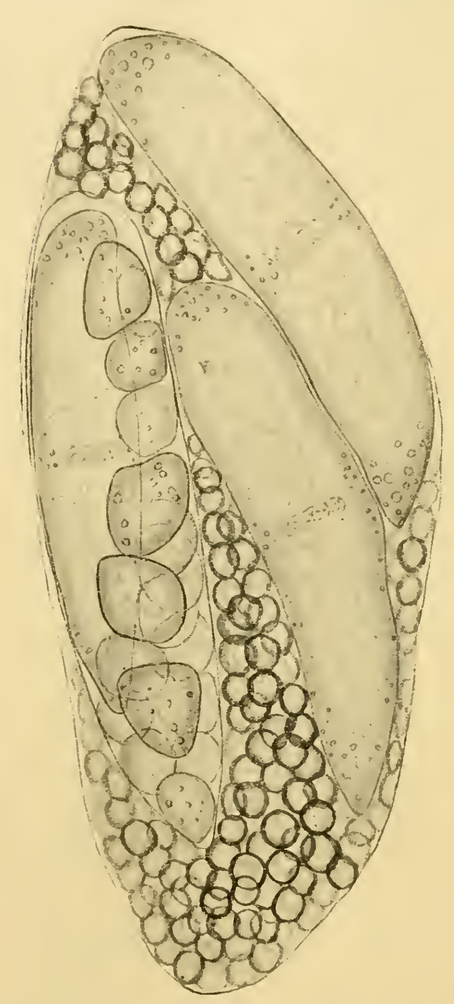


FIG. LVI. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis*, solitaire, scissipare (une coque et deux trophocytes) (préparation comprimée) (× 360).

Peu pigmenté, *B. Pruvoti* est aussi peu chargé d'inclusions. Mais on observe fréquemment des individus où tous les sporocytes renferment dans leur cytoplasme équatorial de petites concrétions jaunâtres, ayant la forme de grains ou de haltères, disposés par paires ou groupes de quatre.

Rapports des parasites entre eux. — Qu'ils soient monoblastiques ou polyblastiques, les parasites se disposent dans l'hôte exactement comme le faisaient les individus de *B. spinulosum*. Ils sont adjacents par leurs faces primitivement concaves et qui sont devenues subrectilignes, leurs hiles tournés vers l'extérieur. Dans les groupes pairs, ils sont au même stade. Dans les groupes impairs, au contraire, l'un des individus est en avance ou en retard sur les autres. Mais à part ces différences dont nous connaissons maintenant la cause, les groupes sont parfaitement homogènes.

Scissiparité. — C'est à la période moyenne du développement, par conséquent aux stades monoblastiques, que paraît être limitée la multiplication endogène. Je ne l'ai pas observée très fréquemment, et les trois images que j'en donne sont à peu près les seules que j'aie pu dessiner. Elles sont toutes d'individus solitaires (lvi, lvii, lviii). L'individu que représente la figure lvi a été quelque peu écrasé entre lame et lamelle et très

déformé. Il rend bien compte cependant de la marche de la scissiparité. Le trophocyte s'est d'abord scindé en deux trophocytes fils. Ceux-ci se sont à leur tour divisés. Mais tandis que chez l'un, cette division, précédée d'une mue cuticulaire, donnait deux cellules hétérodynames, chez l'autre la division survenue avant la mue fournissait deux cellules homodynames, deux trophocytes nouveaux et indépendants. Il semble qu'ici la scissiparité ait pris la place d'une scission sporogénétique. Ce cas explique bien pourquoi dans les groupes impairs, l'un des individus n'est pas au même stade que les deux autres.

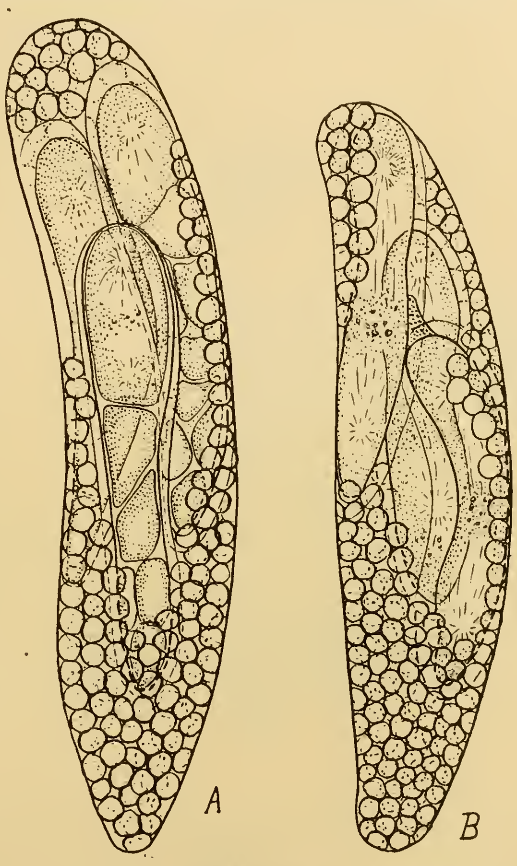


Fig. LVII et LVIII. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis.* Formes solitaires à trois trophycotes *A*, et trois coques *B* (scissiparité).

Rappelons que chez *B. spinulosum,* nous n'avons jamais observé de parasites à trois trophocytes, ce qui paraît être de beaucoup le cas le plus fréquent chez *B. Pruvoti.* Mais il n'y a pas là de différence essentielle entre les deux espèces. Si chez *B. spinulosum,* on n'observe que des formes à deux trophocytes, cela tient uniquement à ce que la déhiscence de la coque survient avant que l'un des nouveaux trophocytes ait eu le temps de se scinder à nouveau.

Influence de l'hote sur le parasite. — Chez *B. Pruvoti,* comme chez *B. spinulosum,* la taille du parasite est en rapport avec celle de l'hôte.

Le galbe est influencé par le nombre des parasités, mais non d'une manière constante. C'est seulement chez les parasites de groupes II que j'ai rencontré des galbes supérieurs à 4, allant jusqu'à 3.7. Mais certains de ces individus présentent aussi des galbes moins trapus, 5, par exemple.

L'individu solitaire avait un galbe de 3.9, qui n'est pas le plus élevé que j'aie relevé.

VARIATION SAISONNIÈRE. RALENTISSEMENT SPOROGÉNÉTIQUE HIVERNAL. INVOLUTION. — Nous avons constaté que la valeur relative de la période n'est pas la même entre la première et la seconde poussée et entre la seconde et la troisième. Dans le premier cas elle est 5, et dans le second 2 ou 3 au plus. Mais la période de la première à la seconde poussée peut être elle-même beaucoup plus considérable. Ainsi chez l'individu de la figure 66 qui est au stade I-2-256, la deuxième scission du trophocyte a dû s'effectuer au stade I-64, peut-être au stade I-128, ce qui fait

FIG. LIX. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis.* Eléments résultant de la division des sporocytes (sp.) et du trophocyte (*tr.*) dans un *Clausocalanus* mort. Les coques ont été secrétées par les sporocytes aussitôt après la mort de l'hôte.

FIG. LX. *Blastodinium Pruvoti* de *Clausocalanus arcuicornis.* Formes sénescentes, observées le 13 novembre. (× 360).

une période de 6 ou 7, plus longue que chez *B. crassum*. L'allongement de la période marque un ralentissement de l'activité sporogénétique du parasite et le début d'une période d'involution, qui, à Banyuls, apparaît normalement vers la fin d'octobre.

Le maximum d'expansion de *B. Pruvoti*, à Banyuls, est atteint vers la fin de septembre et le début d'octobre. C'est du moins à cette période qu'en 1906, 1907, 1908 et 1911, j'ai noté la grande abondance, à la fois, des *Clausocalanus* et des parasites qui nous occupent. Vers la fin du mois, ils sont moins nombreux, et ceux que l'on rencontre se présentent à des stades moins avancés. Les stades triblastiques font défaut et les stades diblastiques sont rares.

Par contre, on trouve fréquemment des formes d'involution caractérisées par la présence d'une coque supplémentaire, doublant la coque externe, sans interposition de sporocytes (fig. LX). Ce fait me paraît être à rapprocher de la sécrétion rapide de coques successives que montrent certains Péridiniens libres, ou parasites : *Oodinium Poucheti* et quelques *Haplozoon* sous l'influence de conditions défavorables.

Blastodinium Mangini Chatton 1908

Fig. 78-80, pl. VIII.

B. Mangini Chatton (1908, p. 136, fig. II).

Type de l'espèce parasite dans l'intestin du Copépode podopléen *Corycella rostrata* Farran (*Corycœus rostratus* Claus), à Banyuls-sur-Mer. Fig. 78-79, pl. VIII, et fig. LXI, LXIII, LXIV, LXV.

Sommaire

Type et variété. — J'ai donné il y a quatre ans la diagnose suivante de cette espèce : « Macrocyte cylindrique ou subfusiforme, arrondi aux deux extrémités, non incurvé. Au maximum deux générations de microcytes, le plus souvent une seule. Coloration générale d'un brun chaud. Formes plurales au nombre de trois à dix. Dimensions variant entre 100 μ et 200 μ de longueur. Parasite des Copépodes podopléens : *Oncaa minuta*, *Corycoeus rostratus*. Banyuls-sur-Mer. Août-décembre 1906. »

Je rectifie de suite le lapsus qui m'a fait dire dans ma note prélimi-

naire *Oncaa minuta* GIESBRECHT au lieu d'*Oncaa media* GIESBRECHT. L'observation que j'ai pu faire depuis 1908 d'un grand nombre de parasites chez *Oncaa media* et surtout chez *Corycoeus rostratus* m'amène aujourd'hui à considérer comme des variétés distinctes dans la Méditerranée, le *Blastodinium* de *Corycoeus rostratus* et celui d'*Oncaa media.* Comme c'est au premier que s'applique plus spécialement ma brève description préliminaire, et comme c'est lui que la figure correspondante représente, il doit conserver le nom de *B. Mangini.* J'appellerai la variété *B. Mangini oncaae.* Je dirai de suite que les formes moyennes du type et de la variété se distinguent surtout par la situation du trophocyte submédian chez *B. Mangini*, antérieur chez *B. Mangini oncaae* sans compter d'autres caractères moins saillants. J'étudierai séparément le type et la variété.

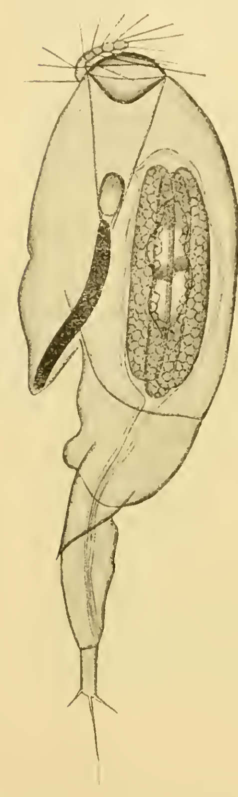


FIG. LXI. *Corycœus rostratus* ♀ parasitée par *Blastodinium Mangini* type, groupe II. (× 150).

Tout ce qui va suivre s'appliquera au type.

HOTE. SPÉCIFICITÉ PARASITAIRE. — *Corycoeus rostratus* est commun, quoique sporadique, dans le plancton de la baie de Banyuls durant le mois de septembre et d'octobre. Si le parasite n'y est pas constant, il est abondant chaque fois qu'il apparaît. J'estime à 10 p. 100 environ le nombre maximum des individus parasités, ce qui est une proportion beaucoup plus considérable que pour les autres espèces de Copépodes à *Blastodinium.*

Remarquons que *B. Mangini* paraît à Banyuls rigoureusement localisé à un seul Copépode : *Corycoeus rostratus.* J'ai eu l'occasion de voir çà et là d'autres espèces appartenant au même genre : *Corycoeus venustus*, et à d'autres genres de Corycœides : *Copilia quadrata* qui ne m'ont jamais montré ce parasite.

CONDITION GRÉGAIRE ET SOLITAIRE. — *B. Mangini* est une forme habituellement grégaire. Ici encore c'est le groupement par trois qui est le plus fréquent.

Sur 67 *Corycœus rostratus* relevés :

4	contenaient	1
0	—	2
45	—	3

9 contenaient 4
6 — 5
3 — 6 à 10

Formes ; dimension ; orientation. — Je n'ai jamais vu la forme solitaire jeune, et le stade unicellulaire m'est peu connu, ce qui tient d'une part à ce que la déhiscence des sporocytes ne se produit probablement que la nuit, et d'autre part à ce que les poussées sporogénétiques ont tendance à s'emboîter. Je décrirai donc ici les formes en sporogénèse, monoblastiques. Le croquis LXI montre les parasites en place dans leur hôte. Les figures LXIII, LXIV et 82 en représentent d'isolés.

B. Mangini a la forme d'un fuseau, mais d'un fuseau si peu effilé à ses extrémités qu'il est presque un cylindre. Il mesure de 200 μ à 350 μ de long et de 35 μ à 75 μ de large, avec un galbe variant de $\frac{1}{1,6}$ à $\frac{1}{4}$. La taille la plus fréquente est aux environs de 300 μ sur 50 μ. Il y a souvent une légère incurvation du corps qui nous permet de désigner par analogie avec l'orientation que nous avons assignée aux autres espèces la face concave comme ventrale et la face convexe comme dorsale.



Fig. LXIII. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus* ♀, type (trophocyte médian. (× 360).

Les pôles chez cette espèce sont arrondis ; mais quelquefois ils s'aplatissent à tel point que les extrémités du fuseau paraissent tronquées. La différenciation polaire est peu accentuée, souvent même difficile à reconnaître. Mais lorsqu'elle est exprimée, c'est constamment le pôle qui est antérieur par rapport à l'hôte qui est le plus obtus, ce qui est encore conforme à la règle générale.

La coque est tout à fait lisse.

Rapports du trophocyte et des sporocytes. — Le trophocyte est très généralement en situation submédiane. Sur 27 individus examinés en octobre 1911 :

13 avaient un trophocyte submédian ;

7 avaient un trophocyte dont la distance au pôle postérieur (mesurée du pôle postérieur du trophocyte) était de deux à trois fois sa distance au pôle antérieur (mesurée du pôle antérieur du trophocyte) ;

5 avaient un trophocyte dont la distance au pôle postérieur était cinq fois sa distance au pôle antérieur.

2 avaient un trophocyte presque au contact du pôle antérieur.

Le hile a une étendue variable. Tantôt il laisse à découvert le trophocyte entier, tantôt il le masque à peu près complètement.

Structure. Pigmentation. — Le trophocyte a comme le parasite

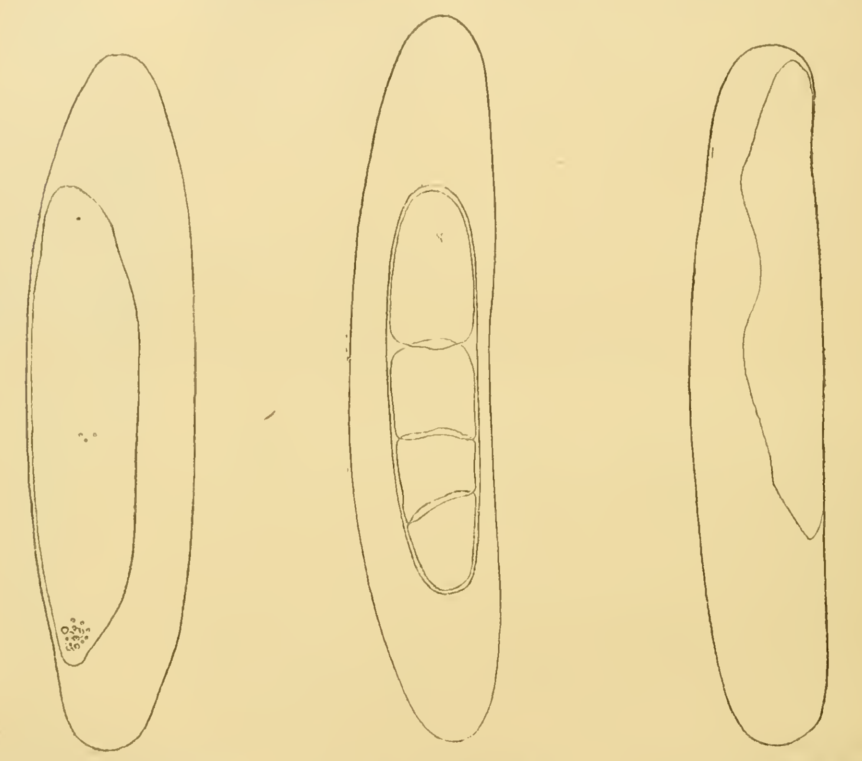


Fig. LXIV. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus*, type (trophocyte médian) (× 360).

Fig. LXV. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus* ♀, type (coque II médiane) (× 360).

Fig. LXVI. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus* atypique (trophocyte antérieur) (× 360).

entier la forme d'un fuseau, mais son profil est sinueux. Je ne lui ai jamais vu de traces de sillons. Les centrosphères et la figure achromatique sont généralement très peu visibles. Le cytoplasme paraît plus visqueux et plus réfringent que chez les autres espèces. Il est toujours plus chargé de pigment. L'indice de pigmentation est 8.

Les formes incolores sont très rares. La dépigmentation se produit également dans toute l'étendue du parasite.

Sporogénèse. — Le plan de scission du trophocyte est oblique-

transversal, mais comme il est reporté très antérieurement, les deux cellules qu'il sépare sont très inégales, l'antérieure étant souvent de moitié plus courte que la postérieure (fig. LXIV, LXX de la var. *oncaœ*).

L'inégalité des cellules-filles est plus accentuée encore que chez *B. Pruvoti.* Lorsqu'est achevée la première scission du gonocyte il y a à l'intérieur de la coque trois cellules égales. Les deux postérieures se divisent à nouveau très rapidement, produisant une file de quatre cellules à la suite du trophocyte. Les segmentations qui conduisent au stade 8 s'effectuent, elles, dans un sens perpendiculaire à celui des précédentes, de sorte que la structure théorique en file du parasite, ne se perpétue pas chez cette espèce au delà du stade I-8. La multiplication des sporocytes se poursuit jusqu'à un stade à 128 ou 256 sporocytes (fig. 78).

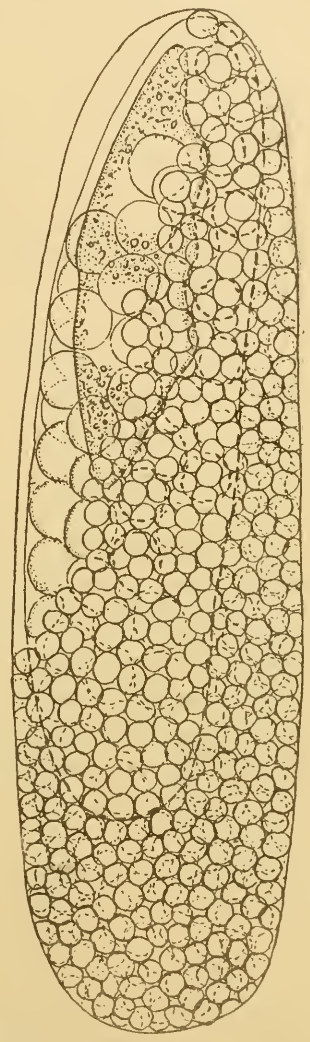


FIG. LXVII. *Blastodinium Mangini* de *Corycoeus rostratus*, forme solitaire diblastique, tendant vers la variété *oncaœ* par la situation antérieure des coques internes × 860).

La scission du trophocyte s'effectue normalement avant la libération des sporocytes 1, de sorte que le parasite devient diblastique. J'ai relevé sur environ 230 individus de *B. Mangini*, un individu au stade I-32-256 de forme un peu aberrante (fig. LXVII), un individu au stade I-16-128, quatre individus au stade I-8-128, et douze individus entre le stade I-1-128 et le stade I-4-128. (fig. 79). Tous ces individus ont été observés en plein jour, mais les heures n'ont pas été notées. J'ai observé aussi trois ou quatre fois des sporocytes en voie de libération. D'ailleurs, la très grande majorité des parasites observés étaient aux stades I-64 ou I-128, très rarement aux stades I-32 ou I-16. Tout cela semble témoigner que le rythme sporogénétique n'a pas, avec les jours et les nuits, les mêmes rapports que chez *B. crassum.* Mais je n'ai pas sur ce point de données plus précises.

Rapports des parasites entre eux et avec l'hote. — Les parasites sont groupés dans l'estomac du *Corycoeus* exactement comme le sont les individus de *B. spinulosum* et de *B. Pruvoti* chez *Paracalanus* et les *Clausocalanus*. Mais quand leur nombre excède quatre ou cinq, ils sont disposés sans ordre. Les groupes sont homogènes sauf de légères différences de stades entre les individus. Je n'ai jamais vu de formes en scissiparité. Peut-être celle-ci est-elle précoce.

Il existe ici aussi une relation très nette entre la taille de l'hôte et celle du parasite et une autre entre leur nombre et leur galbe, mais plus inconstante. Elle se manifeste surtout par l'épaisseur particulière des formes solitaires.

Forme unicellulaire aberrante. — Je rapporte à *Blastodinium Mangini* le parasite qui représente la figure 80. Il y en avait trois individus, tous unicellulaires, dans un *Corycoeus rostratus*. Ils étaient remarquables par l'allongement du corps, et la présence de grosses lacunes aqueuses au nombre de quatre. Deux d'entre elles se trouvaient de part et d'autre du cytoplasme équatorial, entre celui-ci et les noyaux. Les deux autres étaient creusées dans le cytoplasme polaire au delà des centrosphères qui manifestaient nettement leur présence par l'orientation radiaire qu'elles avaient imprimée aux éléments du réseau chromoplastique. L'allongement du corps, la présence des lacunes aqueuses, la visibilité de la figure mitotique distinguent cette forme du type moyen de *B. Mangini*. Mais ils peuvent se trouver plus ou moins bien exprimés çà et là, chez un certain nombre d'individus de cette espèce.

Blastodinium Mangini Oncaæ n. var.

Fig. 81-82, pl. VIII.

B. Mangini pro parte Chatton (1908, p. 136).

Type de la variété parasite d'*Oncaa media* Giesbr., à Banyuls-sur-Mer. Été. Automne. Fig. 81-82, pl. VIII, et fig. lxviii, lxix, lxx, lxxi.

Hote. Spécificité parasitaire. — *Oncaa media* est moins fréquente à Banyuls que *Corycoeus rostratus*, mais elle y apparaît généralement en essaims, durant l'automne, essaims dans lesquels un ou deux sur cent, environ, des individus sont parasités. A ne considérer que les formes les plus communes du parasite, celles où le pôle antérieur est

nettement plus large que le pôle postérieur, et où le trophocyte occupe en avant une situation terminale ou subterminale, *B. Oncaae* se montre localisé aux *Oncaa media*.

Une fois cependant j'ai rencontré la forme type de la variété chez *Corycoeus rostratus* (v. p. 164).

Au contraire, les formes de transition avec le type se rencontrent aussi bien chez l'un que chez l'autre des Copépodes (v. p. 163).

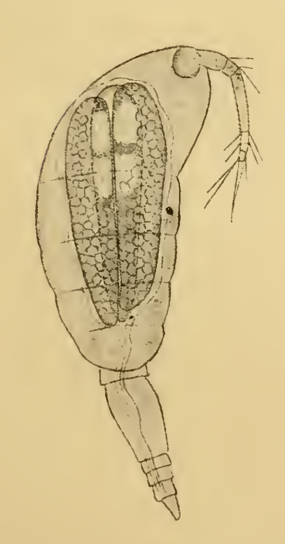
Condition grégaire et solitaire. — *B. oncaae* est en règle générale grégaire, comme *B. Mangini*.

Les groupes 3 y prédominent également de beaucoup :

Sur 96 *Oncaa* relevées

13	contenaient	1	parasite
8	—	2	parasites
59	—	3	—
13	—	4	—
3	—	5	—

Comme le montre le croquis LXVIII, les rapports du parasite avec l'hôte



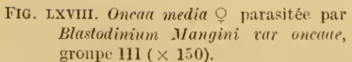


Fig. LXVIII. *Oncaa media* ♀ parasitée par *Blastodinium Mangini var oncaae*, groupe III (× 150).

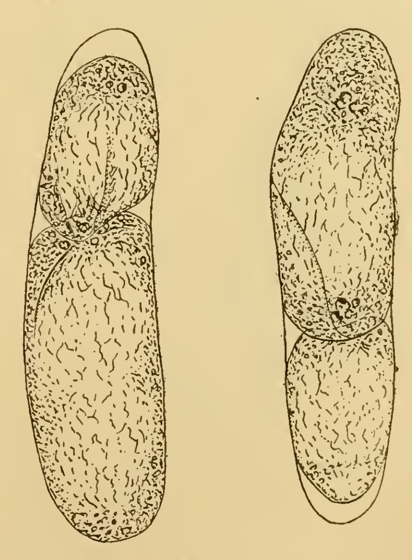


Fig. LXIX. *Blastodinium Mangini oncaæ d'Oncaa media* ♀. Deux individus d'un groupe II au stade I-1 (× 360).

sont exactement les mêmes que chez *B. Mangini*. Il y a aussi complète identité pour tout ce qui concerne la structure du corps et la marche de la sporogénèse. Mais on y voit aussi que la forme des individus diffère

sensiblement de celle des individus types. Comme je n'ai pas eu l'occasion d'observer de parasites jeunes unicellulaires, je m'adresserai pour comparer les deux formes, aux individus ayant au moins atteint le stade I-128.

Dimension. Forme. Variations dans la polarité. — La longueur est un peu plus réduite que chez *B. Mangini*, ce qui est conséquence de la taille moins élevée d'*Oncaa media*. Mais par contre le galbe est notablement plus

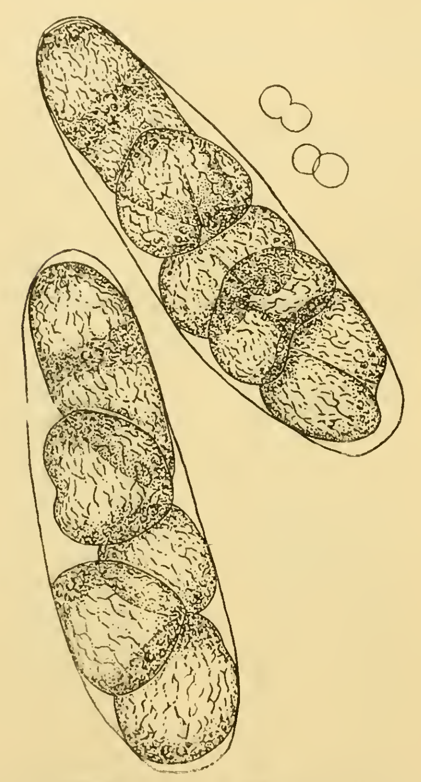


Fig. lxx. *Blastodinium Mangini oncaæ d'Oncaa media* ♀. Coque II de deux individus, au stade 1-4-128 (× 360).

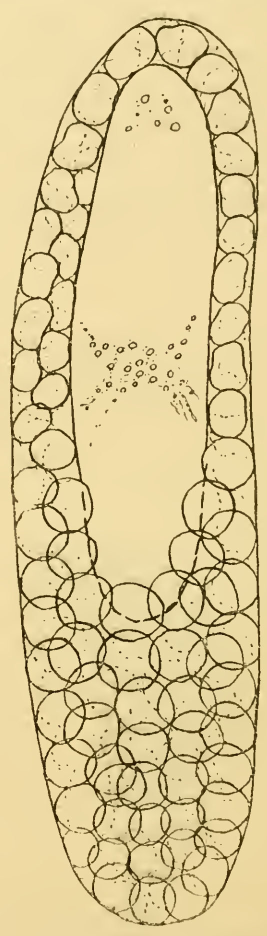


Fig. lxxi. *Blastodinium Mangini oncaæ* forme type. (× 360).

épaissi. Les dimensions varient entre 275 μ et 200 μ de long, 90 μ et 40 μ de large ; le galbe entre 5.9 et 2.7. La taille la plus fréquente est aux environs de 250 μ sur 70 μ, ce qui fait un galbe de 3.5.

Le corps a aussi la forme d'un fuseau subcylindrique, légèrement incurvé, mais la différenciation des pôles y est plus marquée : le plus grand diamètre du corps, qui chez *B. Mangini* était sensiblement équa-

torial, se trouve chez *B. Oncaae* reporté en avant, à la limite du premier tiers antérieur environ de la longueur ; il en résulte que l'extrémité postérieure est plus atténuée que l'antérieure.

La différenciation polaire se manifeste surtout par la position extrême-antérieure du trophocyte, qui est aussi constante chez *B. Oncaae* que ne l'est la position médiane du trophocyte chez *B. Mangini*.

Sur 15 individus examinés en octobre 1911 et 1912 :

11 présentaient un trophocyte terminal ;

3 avaient un trophocyte dont la distance au pôle postérieur du parasite valait au moins 5 fois sa distance au pôle antérieur ;

1 avait un trophocyte dont la distance au pôle postérieur valait de deux à trois fois au plus sa distance au pôle antérieur.

Aucun ne présentait de trophocyte submédian.

La variation que nous constatons ainsi de *B. Mangini* à *B. oncaae* ne peut être attribuée qu'à une action morphogène de l'intestin de l'hôte. Mais je n'ai à ce sujet aucun document positif. Toutes les *Oncaa* que j'ai examinées étaient à peu près de même taille : céphalothorax = 450 à 500 μ. Dans ces conditions il n'y a pas de relation bien manifeste entre la taille de l'hôte et celle du parasite.

Blastodinium navicula CHATTON 1912

Blastodinium navicula CHATTON (1912 p. 90).

Type de l'espèce parasite de *Corycœus venustus* DANA, à Banyuls-sur-Mer. Automne. Fig. 83-87, pl. VIII, et fig. LXXII, LXXIII, LXXIV.

HOTE. — *Corycœus venustus* DANA est aussi commun à Banyuls que *Corycœus rostratus* et durant le mois d'octobre les essaims sont souvent parasités dans une proportion très élevée que j'estime atteindre 20 à 30 p. 100 des individus qui les constituent. Le parasite dont la couleur est cependant toujours vive, est moins apparent chez son hôte que ne le sont ceux des autres Copépodes, parce que *Corycœus venustus* n'a pas la grande transparence de la plupart des autres pélagiques.

CONDITION GRÉGAIRE. RAPPORTS DES PARASITES ENTRE EUX. — *B. navicula* est grégaire. Il présente, par rapport aux espèces précédentes cette particularité que les groupements sont presque toujours pairs. Ils varient de 2 à 10 avec un maximum de fréquence à quatre et huit.

Que les parasites soient en petit nombre, deux seulement, ou qu'ils soient une dizaine, leur disposition dans le tube digestif paraît quelconque.

Et cela tient à leur forme même qui est peu propre à favoriser une disposition réciproque, comme celle que l'on observe chez les autres espèces (fig. LXXII, LXXIII).

FORME. DIMENSION. STRUCTURE. — Cette forme est celle d'un fuseau

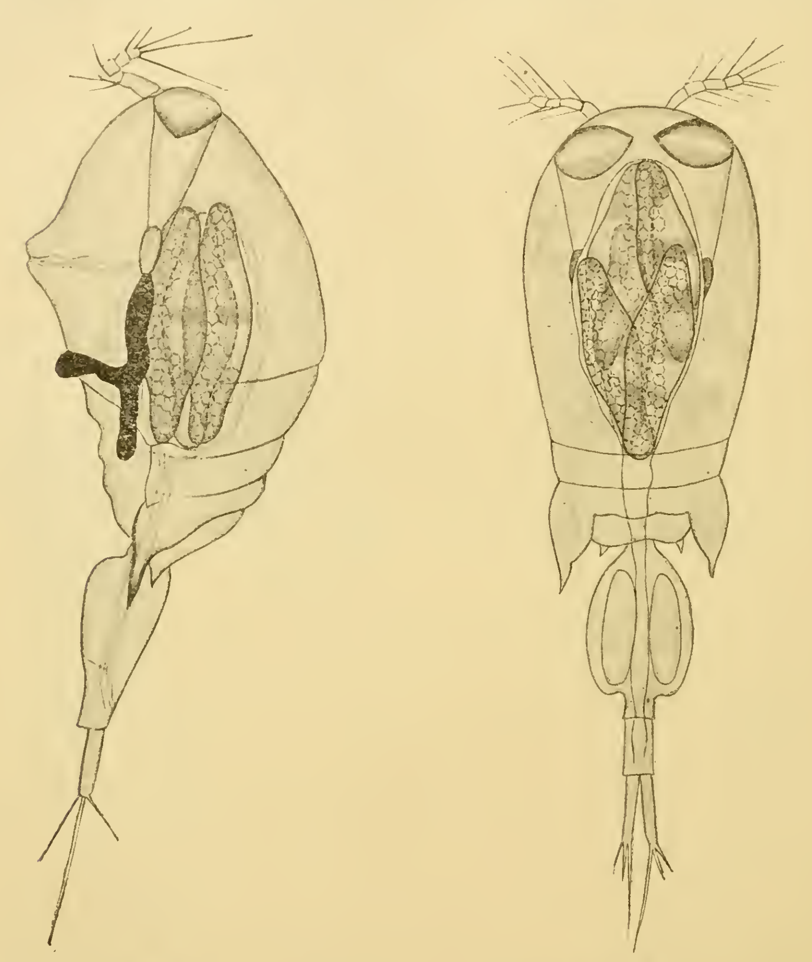


FIG. LXXII. *Corycocus venustus* ♀ parasitée par *Blastodinium navicula* (groupe III) (× 150).

FIG. LXXIII. *Corycoeus venustus* ♀ parasitée par *Blastodinium navicula* (groupe V) (× 150).

peu allongé, renflé à l'équateur, mesurant de 150 μ à 200 μ de long et de 50 μ à 70 μ de large. Le corps n'est nullement incurvé, les pôles sont semblables ; il y a donc symétrie par rapport à un centre. Et c'est là un caractère qui différencie ce *Blastodinium* de tous ceux que je connais actuellement. Les pôles du fuseau ne sont pas aigus. Au contraire, ils sont souvent comme coiffés d'une sorte de dôme ce qui donne au parasite

un profil général qui rappelle beaucoup celui des spores des *Monocystis* des Lombrics, connues jadis sous le nom de corps naviculaires.

Les stades unicellulaires que j'ai observés, étaient tous grégaires, et plus souvent mélangés à des formes en pleine sporogénèse.

La forme unicellulaire de *B. navicula* a cette structure cytoplasmique hétérogène et grossière d'aspect que j'ai décrite chez *B. Mangini*. Cytoplasme dense, chargé d'inclusions, creusé de vacuoles, présentant presque toujours dans la zone équatoriale un amas de globes incolores. Pigment abondant. Il semble que cette structure soit liée à un chimisme particulier de l'intestin des Corycœides.

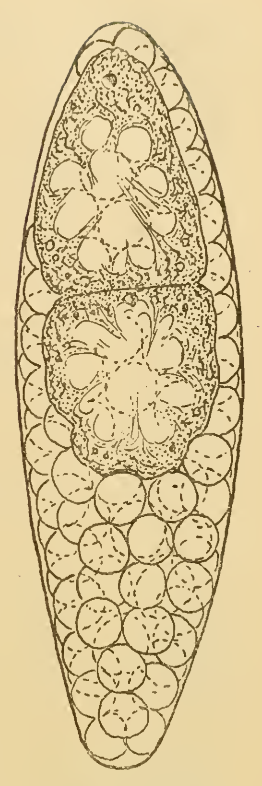


Fig. LXXIV. *Blastodinium navicula* de *Corycoeus venustus* ♀ (× 360).

Sporogénèse. — Cette forme unicellulaire montre presque toujours une constriction équatoriale qui fait tout d'abord penser à l'ébauche d'une scission (LXXIV). Mais si l'on tient la cellule en surveillance, ou que l'on en observe d'autres en train de se diviser, on voit que cette constriction équatoriale s'atténue au lieu de s'approfondir et que le plan de division est si oblique qu'il en paraît souvent longitudinal (fig. 87). Les deux cellules qu'il sépare sont sensiblement égales et leurs pôles sont peu s'en faut au même niveau. Il y a, on le voit, une différence considérable entre le mode de scission de *B. Mangini* et celui de *B. navicula*.

Pour ce qui est de la suite de la sporogénèse, les phénomènes se succèdent suivant l'ordre habituel. Je ne puis préciser si c'est la cellule légèrement antérieure par rapport à l'autre qui reste trophocyte, car il n'est pas possible d'orienter dans le sens longitudinal un parasite après son extraction de l'hôte. La fig. 83 représente un stade 1-8 où les sporocytes sont disposés de telle façon qu'il semble probable qu'après le stade 4, ils se sont divisés perpendiculairement à la direction des scissions précédentes. La figure 84 représente le stade I-32. L'individu LXXIV avec son trophocyte rejeté vers l'un des pôles n'est pas du type de beaucoup le plus commun qui est caractérisé au contraire par la situation médiane ou submédiane du trophocyte.

L'individu représenté par la fig. 86 est au stade I-128 qui précède immédiatement la déhiscence. La période sporogénétique ne dépasse pas 7 chez cette espèce, dont les individus sont toujours monoblastiques. Je n'ai pas constaté ici de rythme régulier dans la sporogénèse comme chez *B. Mangini*, ni même de simultanéité dans la marche du phénomène chez les divers individus contenus dans un Copépode. A toute heure de la journée j'en ai vu à tous les stades de la multiplication des sporocytes.

Blastodinium elongatum Chatton 1912

Fig. 88-90, pl. VIII

B. elongatum Chatton (1912, p. 39).

Type de l'espèce parasite de *Scolecithrix Bradyi* Giesbr. Banyuls-sur-Mer. Octobre. Fig. 88-90, pl. VIII, et fig. LXXV et LXXVII.

Hote. Condition grégaire. — J'ai dit précédemment que *Scolecithrix Bradyi* ne se montre dans la baie de Banyuls que d'une manière très sporadique, mais généralement en essaims de nombreux individus. J'ai toujours observé attentivement ce Copépode lorsqu'il s'est présenté, mais de 1906 à 1909, je n'y ai jamais vu de parasites. Le 11 octobre 1910, je fus surpris de constater que dans l'essaim traversé par le filet, une forte proportion d'individus — qu'approximativement j'ai évaluée à 5 p. 100 environ — était parasitée par un *Blastodinium* qui dès l'abord me parut distinct de tous ceux que je connaissais. Le 12 octobre, il y avait encore dans la pêche de nombreux *Scolecithrix*, mais aucun d'eux ne présentait de parasites. Je désirais vivement revoir ce *Blastodinium*, mais ni en 1910, ni en 1911, les *Scolecithrix* ne firent de réapparition pendant mon séjour à Banyuls. En 1912, je n'en vis que quelques exemplaires, non infectés, le 24 octobre. L'examen d'une soixantaine de parasites, fait le 11 octobre 1910, m'a convaincu, en raison de la constance des caractères avec lesquels ils se présentèrent, qu'il s'agissait bien d'une forme autonome. Tous les parasites étaient grégaires. Les groupes de trois et de quatre étaient les plus fréquents.



Fig. LXXV. *Scolecithrix Bradyi* ♀ parasitée par *Blastodinium elongatum* (groupe III) (× 150).

Forme. Dimensions. Orientation. — *B. elongatum* rappelle par sa forme générale, son aspect, sa structure, les parasites des *Corycœus* et des *Oncaa* : *B. Mangini* et sa variété *Oncaae.* Mais il est plus élancé. Sa longueur varie entre 200 et 350 μ, sa largeur entre 15 et 30 μ. Le rapport de celle-ci à celle-là est donc de 8 tandis qu'il est de 6 chez *B. Mangini.*

Par son incurvation généralement marquée, il rappelle plutôt *B. Oncaae.* Il le rappelle aussi par la différenciation des pôles plus nettement exprimée que chez *B. Mangini.* Mais il existe des individus à peu près rectilignes et dont les pôles sont presque semblables. Les pôles ne sont jamais aigus, et sont même souvent quelque peu aplatis.

Le trophocyte occupe le pôle renflé, ce qui est conforme à la règle générale, mais il se trouve aussi quelquefois en situation médiane comme nous l'avons vu chez certains individus de *B. Mangini.* L'orientation propre du parasite est donc celle de tous les autres *Blastodinium.*

Je ne serai pas aussi affirmatif pour ce qui est de l'orientation par rapport à l'hôte. Je trouve en effet dans mes notes l'observation suivante qui est malheureusement unique : « le trophocyte est situé à la partie postérieure du corps », et l'esquisse qui accompagne cette observation montre effectivement dans un *Scolecithrix,* trois individus orientés de telle façon que leurs trophocytes se trouvent du côté du pylore du Copédode (fig. LXXV). J'ai quelque hésitation à transcrire ici cette observation qui fait exception à tout ce que nous connaissons.



Fig. LXXVI. *Blastodinium elongatum Scolecithrix Bradyi* ♀ de stade 1. (× 360).

Le *Scolecithrix* est moins translucide que la plupart des autres pélagiques. Sa paroi intestinale est bourrée de globes de sécrétion réfringents, et imprégnée d'un pigment jaunâtre qui ne laisse apercevoir le contenu qu'avec une certaine difficulté. J'ai pu être le jouet d'une illusion, et je m'en veux de n'avoir pas renouvelé sur-le-champ l'observation. Ce sera un point facile à élucider, je n'y insiste pas davantage.

Structure. — La coque de *B. elongatum* est dépourvue de spinules Le trophocyte n'en présente pas moins souvent des sillons hélicoïdaux

très marqués, homologues de ceux des *B. spinulosum* et *B. crassum*.

Le cytoplasme est chargé d'un pigment dense, fixé sur un réseau à texture grossière, comme chez les *Blastodinium* des Corycœides et des Oncaœides, réseau dont les mailles emprisonnent de nombreux et gros globes de produits ternaires solubles dans les carbures. Ces amas de matériaux de réserve sont surtout importants dans la région équatoriale et aux pôles où ils masquent à peu près complètement le spectre centrosomien. Le réseau pigmenté est surtout bien visible dans les régions claires correspondant aux espaces nucléaires. Une particularité de ce *Blastodinium* est l'existence fréquente dans les formes au stade I de trois cloisons cytoplasmiques séparant quatre espaces nucléaires. Les scissions nucléaires sont ici plus précoces encore que chez les autres espèces Ainsi l'individu de la fig. LXXVI présentait, au moment où il fut mis en observation, trois cloisons cytoplasmiques et quatre noyaux, et ce n'est que deux heures après qu'apparut l'ébauche de la scission transverse.

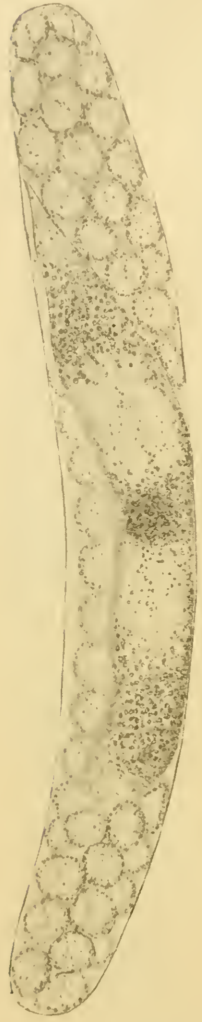


FIG. LXXVII. *Blastodinium elongatum* de *Scolecithrix Bradyi* ♀ (× 360).

Le parasite passe donc par un état quadrinucléé prolongé.

La scission du trophocyte se fait suivant un plan légèrement incliné sur l'axe longitudinal. Elle sépare deux cellules inégales, mais dont l'inégalité est beaucoup moins accusée qu'elle ne l'est chez *B. Mangini* et chez *B. Oncaae*. Les divisions suivantes, au moins jusqu'au stade I-8 se font toutes dans le même sens. Elles se poursuivent jusqu'à la formation de 256 sporocytes, ce qui marque la fin de la sporogénèse. Il était fréquent en effet de rencontrer associés dans un même Copépode des individus à ce stade et des individus aux stades I, I-2, ou I-4. Il ne semble pas y avoir ici, non plus que chez *B. Mangini*, *B. navicula*, de rythme nycthéméral dans la sporogénèse.

La scissiparité s'effectue par une division du trophocyte identique à celle qui sépare le gonocyte de la cellule initiale.

Blastodinium contortum Chatton, 1908

Fig. 92-99 *bis*, pl. IX; fig. 127, pl. XI.

B. contortum Chatton (1908, p. 136, fig. III).

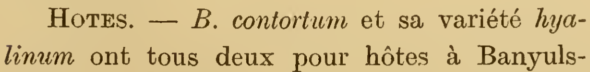
Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* Cl., à Banyuls-sur-Mer. Fig. 92-94, pl. IX, et fig. LXXVIII, LXXXVI, LXXXVII, LXXXVIII.

Sommaire

Type et variété. — Ce *Blastodinium* étant très polymorphe, il est utile de préciser qu'en cas de démembrement justifié de l'espèce le nom de *contortum* sera conservé aux individus ayant la forme hélicoïdale représentée dans les figures désignées ci-dessus. Les figures 37, 100 à 104, XCIX à CXVI se rapportent à une variété qui se relie au type par une série d'intermédiaires, mais dont la majorité des individus est caractérisée par un galbe plus rectiligne, l'absence de hile, le défaut de pigment et d'inclusions cellulaires. Ce sera la variété *B. contortum hyalinum*, que j'ai donnée comme une espèce autonome lorsque, tout récemment, je lui ai identifié les formes qu'Apstein (1911) a décrites dans sa note sur les parasites de *Calanus finmarchicus*, sous la rubrique « Parasit I ». Il est à remarquer dès maintenant que *B. contortum hyalinum* existe seul dans les parages de Kiel, à l'exclusion des formes types.



Fig. LXXVIII. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum* type (× 150).



Hotes. — *B. contortum* et sa variété *hyalinum* ont tous deux pour hôtes à Banyuls-sur-Mer, *Paracalanus parvus* Cl., *Clausocalanus arcuicornis* Dana et *Cl. furcatus* G. Brady.

Sur 452 Copépodes dont l'observation a été relevée, qui hébergeaient ce *Blastodinium*, à Banyuls, il se trouvait :

307 *Paracalanus parvus* dont 41 à *B. hyalinum* ;

88 *Clausocalanus furcatus* dont 33 à *B. hyalinum* ;

57 *Clausocalanus arcuicornis* dont 32 à *B. hyalinum* ;

1 *Calocalanus styliremis* GIESBR.

1 *Acartia Clausi* GIESBR.



FIG. LXXIX. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum* type (Stade 1). (× 150)

La présence de *B. contortum* chez ces deux derniers Copépodes est une exception, du moins à Banyuls. Je dois dire que j'ai vu assez peu de *Calocalanus*, qui ne sont pas des plus communs dans la baie de Banyuls, mais par contre j'ai examiné de près des milliers d'*Acartia clausi* à cause des *Paradinium* qu'elles contiennent dans leur cavité générale. Les deux *Blastodinium* égarés appartenaient au type *contortum*. Leurs hôtes ne m'ont jamais montré à Banyuls d'autres *Blastodinium*. A Villefranche, j'ai rencontré un *B. contortum* type chez *Clausocalanus arcuicornis*.

Quant aux formes de la mer du Nord figurées par APSTEIN (1911), elles se rapportent toutes à la variété *hyalinum*. Elles existent, dit l'auteur allemand, non seulement chez *Calanus finmarchicus*, mais aussi chez *Pseudocalanus* (sp. ?) et *Paracalanus* (sp. ?), où elles sont même plus communes. Une seule fois, APSTEIN en a rencontré un individu chez *Acartia clausi* et un autre chez *Centropages* (sp. ?). Il est regrettable qu'il n'ait pas été jusqu'à la détermination spécifique de tous ces Copépodes. On voit que *B. contortum* et sa variété sont essentiellement des parasites de Copépodes Gymnopléens.

J'étudierai d'abord les caractères généraux de l'espèce, puis les principales variations qu'ils présentent. La variété *hyalinum* sera considérée et décrite comme une forme autonome.

I. CARACTÈRES GÉNÉRAUX.

CONDITION SOLITAIRE. — *B. contortum* est une forme solitaire. Sur plusieurs milliers de Copépodes parasités, je n'ai rencontré à cette règle

que trois exceptions dues à une scissiparité simple, accidentelle. J'en parlerai avec détails à propos de ce phénomène.

Forme. — Les figures LXXVIII à LXXXI représentent des parasites à divers états de développement en situation dans leurs hôtes. On voit que leur forme diffère notablement de celle de tous les autres *Blastodinium*, du fait de leur torsion très marquée en hélice. Une autre particularité qui frappe dès que l'on a examiné un petit nombre seulement de parasites, c'est une grande variabilité dans la différenciation des pôles, si constante chez toutes les autres espèces. Ici le pôle antérieur est tantôt plus obtus, tantôt plus atténué que le pôle postérieur. Mais c'est ce dernier cas, dont nous n'avons aucun exemple chez les autres espèces, qui est de beaucoup le plus fréquent.

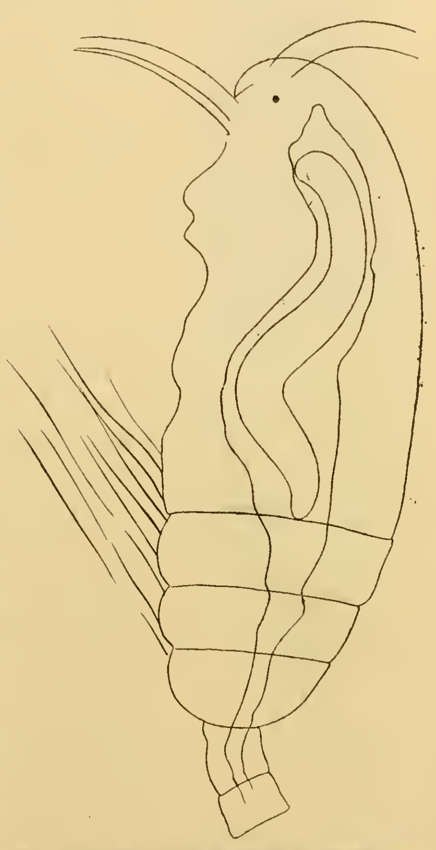


Fig. LXXX. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum*, forme grêle supertordue (× 150) (croquis rapide).

Ces variations peuvent paraître dues à des irrégularités dans la croissance du parasite et dans la répartition de ses sporocytes au cours de la sporogénèse. Les formes jeunes devraient nous renseigner sur la différenciation polaire originelle. Mais il n'y a pas chez elles dans la grande majorité des cas de différenciation marquée ou constante des pôles.

A l'état unicellulaire où il mesure 150 μ, le parasite a la forme d'un fuseau très allongé, ou mieux d'un cylindre à extrémités ogivales, qui serait plus ou moins tordu en hélice. La course de l'hélice est la même que celle de la ligne des rétinacles chez *B. spinulosum* et *B. crassum*. C'est-à-dire qu'en suivant l'hélice de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure, un mobile se déplace dans le sens inverse de celui des heures. C'est aussi la course du sillon hélicoïdal chez les Péridiniens dextres, qui sont la très grande majorité. La longueur de l'hélice est

d'un tour et demi environ. Mais chez les formes plus développées, cette torsion peut s'effacer, ou au contraire, s'accroître.

Cette torsion hélicoïdale me paraît devoir être considérée comme l'expression exagérée, d'un caractère primitif commun à tous les Péridiniens. Il pourrait cependant venir à l'esprit qu'elle soit le résultat du modelage du parasite par la paroi digestive de l'hôte. Il se trouve en effet que chez les Copépodes adultes, le tube digestif repoussé en avant par la glande génitale si réduite soit-elle, décrit dans le corps une sinuosité en S telle que, vue de profil, la cavité digestive semble être le moule même d'un *Blastodinium contortum.* Mais il faut tenir compte de ce fait que les jeunes individus de *B. contortum,* trouvés chez des Copépodes à deux ou trois segments abdominaux, et dont la glande génitale n'est pas encore apparente, présentent déjà une torsion hélicoïdale très accentuée. Et chez ces individus parasités, la glande génitale ne se développe jamais.

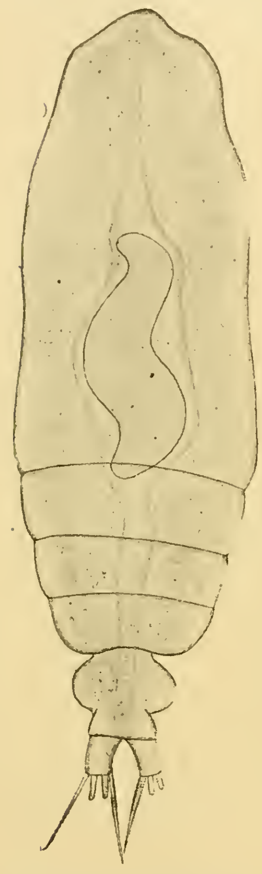


FIG. LXXXI. *Calocalanus styliremis* ♀ parasitée par *Blastodinuim contortum* supertordu (× 150).

D'ailleurs, en présence de formes comme celles que représentent en place dans leurs hôtes les figures LXXVII et LXXIX, il faut, ce me semble, écarter l'idée qu'elles puissent résulter d'une adaptation de la forme du parasite à celle de la cavité digestive. C'est le parasite qui déforme la paroi intestinale, et non celle-ci qui modèle le parasite. Ou, si elle le fait, c'est à dresser son galbe que son action s'exerce. Le produit de ce façonnage est représenté par les parasites rectilignes de la variété *hyalinum*, avec tous les degrés intermédiaires qui y conduisent.

ORIENTATION. — La situation du jeune parasite dans le Copépode est à peu près invariable, elle se maintient d'ailleurs pendant toute son existence, quelles que soient les déformations qu'il puisse subir : l'extrémité antérieure est dirigée du côté ventral du Copépode et confine presque toujours au débouché de l'œsophage dans l'estomac. Ceci à l'état de relâchement et de repos de la paroi intestinale. Lorsque la musculature se contracte, le parasite est lancé d'arrière en avant et d'avant en arrière,

en tournant autour de son axe longitudinal selon la course même de son hélice. Mais à l'état de repos il revient toujours à sa situation première.

La courbure en crosse, plus ou moins accentuée de l'extrémité antérieure, que ne montrent ni les stades jeunes, ni les trophocytes des stades avancés, mais qui est constante chez les individus volumineux, est l'effet du choc constant du parasite contre le fond du cul-de-sac antérieur de l'intestin.



Fig. lxxxii. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* à deux pléonites. Stade I. (× 360).

Structure. Pigmentation. — La cuticule est parfaitement lisse ; pas de traces des spinules. Le cytoplasme est peu granuleux, les espaces nucléaires sont peu apparents. Seule la région équatoriale est nettement marquée. Le pigment plus ou moins abondant ne dessine pas le spectre caryodiérétique achromatique qui n'est d'ailleurs point lui-même visible sur le vivant. La teinte du pigment est généralement jaune verdâtre, d'un ton moins chaud que chez les espèces précédentes. Celui-ci peut d'ailleurs disparaître complètement. S'il le fait d'une façon uniforme chez les individus jeunes, il n'en est pas de même, nous le verrons, dans toute l'étendue des volumineux parasites en sporogénèse. L'indice de pigmentation global des différentes formes de *B. contortum*, abstraction faite de *B. hyalinum* est : 6.2.



Fig. lxxxiii. *Blastodinium contortum* de *Clausocalanus arcuicornis* à deux pléonites. Stade I. (× 260).

Sporogénèse. — Le caractère principal de la sporogénèse chez cette espèce est la brièveté de la période ; c'est probablement pourquoi il m'a été impossible d'observer les toutes premières segmentations à partir du stade unicellulaire. Mais à leur défaut, il est facile de s'en faire une idée en étudiant la segmentation du trophocyte chez les formes plus développées, segmentation qui, si nous nous en rapportons à ce qui se passe chez les autres *Blastodinium*, doit reproduire intégralement celle des formes jeunes.

La scission se fait suivant un plan oblique ou subtransversal, qui

sépare deux cellules-filles sensiblement égales, dont l'une est antérieure. C'est le nouveau trophocyte. On voit par là que l'orientation de ce *Blastodinium* par rapport à l'hôte est bien celle de toutes les autres espèces.

La première division du gonocyte est plus nettement transversale que celle du trophocyte. Elle s'étrangle simplement en son milieu. Les deux cellules-filles font de même et la multiplication cellulaire continue suivant le mode que nous connaissons, de

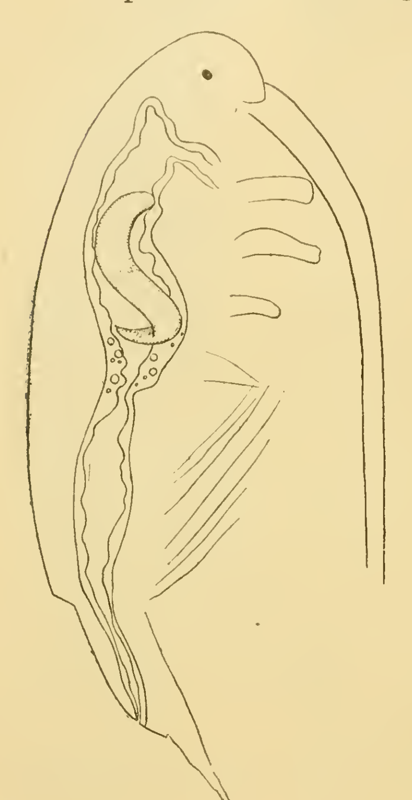


FIG. LXXXIV. *Clausocalanus* au II° stade cyclopoïde parasité par *Blastodinium contortum*. Stade I, (× 150). (Croquis rapide).

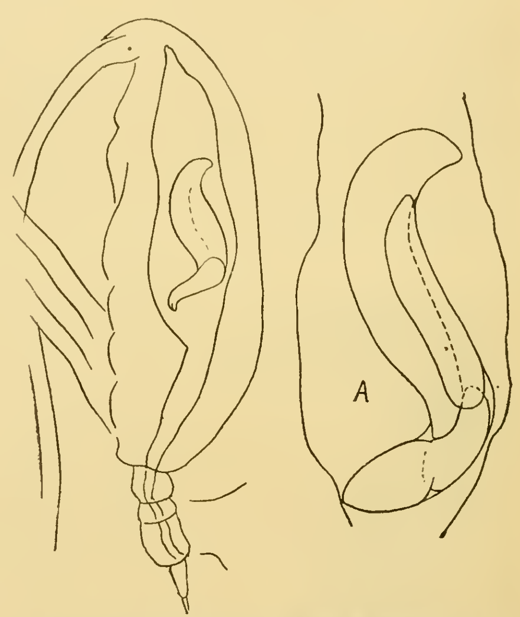


FIG. LXXXV. *Paracalanus parvus* à trois pléonites parasité par *Blastodinium contortum*. Stade I-2 (× 150) ; *a*; le parasite grossi (× 360).

manière à former une file de cellules particulièrement bien reconnaissable chez cette espèce jusqu'au stade 16 (fig. 92). Dès le stade 4, on peut remarquer que l'axe de cette file décrit lui-même une hélice autour du trophocyte qui a repris la forme exacte de la première cellule initiale. Il y a intérêt à insister dès maintenant sur les rapports des éléments du parasite à ce stade, car ils se conserveront semblables pendant toute la sporogénèse, et ils nous permettront de reconnaître

à ce *Blastodinium* une orientation comparable à celle des autres espèces.

Rapports du trophocyte et des sporocytes. Orientation propre du parasite. — Examinons un *B. contortum* dans la situation où il se présenterait si nous le regardions en place dans son hôte, par la face gauche de ce dernier. Son extrémité antérieure qui est ventrale par rapport au

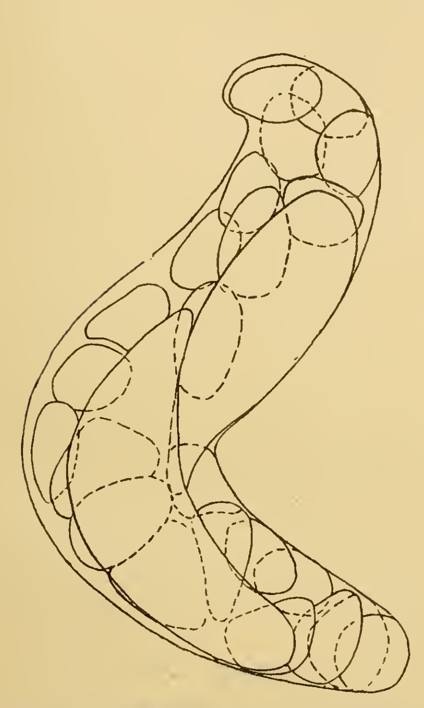


Fig. lxxxvi. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* à trois piéonites type moyen. (× 360). On remarquera la scission subtransversale du trophocyte.



Fig. lxxxvii. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus*. Forme type, montrant la scission du gonocyte. × 360).

Copépode est dirigée vers notre gauche et son extrémité postérieure dorsale par rapport à l'hôte est dirigée vers notre droite. Le trophocyte très allongé est lui-même tordu en hélice, et ses extrémités sont équidistantes des pôles du parasite. Cette situation médiane du trophocyte est constante. Le trophocyte est tangent à la coque I suivant une génératrice hélicoïdale du fuseau tordu, génératrice qui, dans la région équatoriale du parasite, court sur sa face tournée constamment vers le dos de l'hôte. L'axe de la file des sporocytes fait une course inverse de celle que fait l'axe du trophocyte.

Si l'on pouvait détordre un tel *Blastodinium* après l'avoir fixé au Copépode au niveau de son équateur, on obtiendrait un parasite fusiforme rectiligne, dont le trophocyte serait tangent à la coque I suivant une génératrice du fuseau courant le long de sa face qui est tournée vers le dos de l'hôte. Prenant comme repère cette situation du trophocyte que nous avons reconnue comme dorsale chez *B. spinulosum* et *B. crassum*, nous voyons que l'orientation propre d'un *B. contortum* coïncide avec l'orientation du Copépode, et cela d'une manière constante, chez les formes tordues aussi bien que chez celles qui sont redressées. Si la plupart des figures qui se rapportent à *B. contortum* et à *B. hyalinum* représentent ces parasites avec une orientation inverse de celle que nous avons donnée aux exemplaires des autres espèces, c'est qu'au moment où elles ont été exécutées, je n'avais pas encore déterminé l'orientation réelle des parasites qui nous occupent. Je n'ai pas jugé que ce défaut, d'ailleurs facile à corriger par la pensée, dût m'obliger à les remplacer.

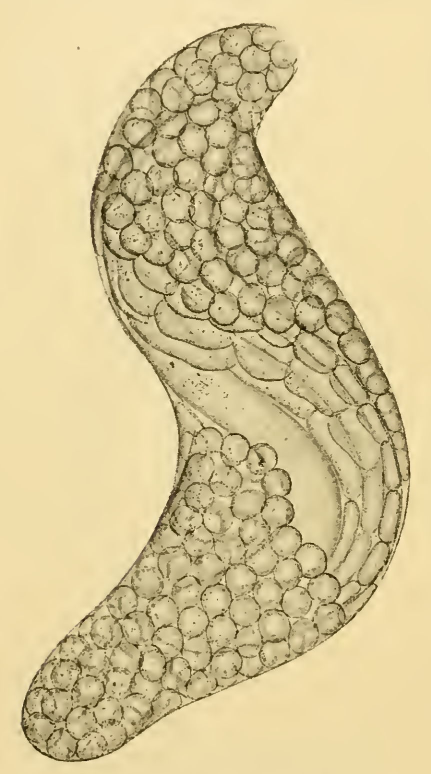


FIG. LXXXVIII. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus*. Forme type tétrablastique. (× 360).

BRIÈVETÉ DE LA PÉRIODE. POUSSÉES SUBINTRANTES. STADES POLYBLASTIQUES. — La brièveté de la période chez *B. contortum* est telle que, le stade I-8 étant atteint, le plus souvent dès le stade I-4, et peut-être même dès le stade I-2, le trophocyte se scinde à nouveau, fournissant la cellule mère d'une deuxième poussée de sporocytes. Le parasite devient diblastique. Ce qui se passe à l'intérieur de la coque II reproduit exactement ce que nous avons observé à l'intérieur de la coque I. Les rapports des éléments s'y retrouvent les mêmes.

Les sporocytes de la première poussée continuent à se multiplier; leurs divisions ne m'ont pas paru synchrones de celles des sporocytes de la seconde poussée, de sorte que les formules sporogénétiques sont

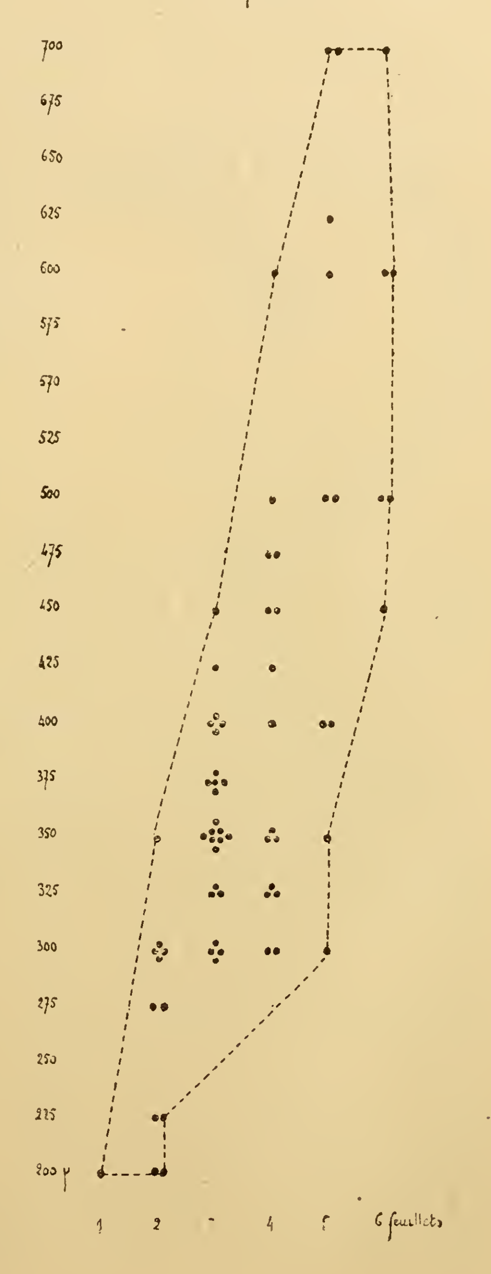
assez variables : I-4-8, I-4-16, I-8-16, I-8-32, I-8-64.

Relation entre le degré de développement du parasite et le degré de développement et la taille de l'hote. — Ce sont ces stades diblastiques, ou très rarement des stades moins avancés monoblastiques, que l'on rencontre chez les Copépodes à 2 ou 3 pléonites, dont le céphalothorax mesure de 160 à 250 μ. L'infection du Copépode par le Péridinien et le développement sporogénétique de celui-ci sont donc très précoces. Les stades monoblastiques mesurent de 100 à 150 μ sans tenir compte des courbures. Les stades diblastiques mesurent de 150 μ à 350 μ, ce qui est un maximum, pour des *Paracalanus* mesurant de 500 à 650 μ.

Mais le parasite peut pousser beaucoup plus loin son développement chez des hôtes qui lui offrent des conditions d'existence plus larges, chez *Clausocalanus furcatus*, dont le céphalothorax mesure jusqu'à 750 μ et chez *Cl. arcuicornis*, où le céphalothorax atteint quelquefois 1000 μ. Il devient alors tri-tétra-penta-hexa-heptablastique, et peut lui-même atteindre 700 μ de long sur 200 μ de large ! Il est bien visible à l'œil nu.

B. contortum chez Clausocalanus furcatus

Fréquence des longueurs en fonction du stade sporogénétique (nombre des feuillets)



Il remplit toute la portion céphalothoracique du tube digestif du Copépode depuis la tête jusqu'à l'abdomen. Il la dilate à ce point qu'il paraît, de prime abord, habiter la cavité générale de l'hôte. Chez ce *Blastodinium*, l'élasticité des coques est si grande que ce n'est pas elle, mais bien la capacité de l'intestin de l'hôte qui limite le développement du parasite.

Le diagramme suivant montre, et d'une manière particulièrement nette, la relation qu'il y a entre la taille du parasite et le nombre de ses feuillets (lui-même fonction de la taille de l'hôte) :

Voici quelques formules qui donneront une idée approximative de la constitution des parasites à 3, 4, 5 feuillets :

3	I-4-8-32 I-8-16-64 I-8-32-128	5	I-8-16-32-64-128 I-8-32-64-128-256 I-8-32-128-256-512
4	I-4-8-32-64 I-8-32-64-128 I-8-32-128-256	6 7	I-8-32-64-128-256-512 I-8-16-32-64-128-256-512

On voit que la période est variable et que le nombre des sporocytes mis en liberté à la fin d'une poussée est en rapport avec le degré de développement du parasite. J'ai trouvé assez fréquemment et en plein jour des sporocytes en voie de libération.

Durée probable de la période et de la poussée sporogénétiques. — Je n'ai pas de documents précis, numériques, sur la durée absolue de la période sporogénétique et la durée de la sporogénèse totale, à partir de la division de la cellule initiale jusqu'à la déhiscence de la poussée correspondante. Le fait d'avoir observé assez souvent en plein jour des sporocytes en voie de libération dans l'intestin, m'incite à penser que la durée absolue de la période sporogénétique est inférieure à vingt-quatre heures, c'est-à-dire à celle des espèces précédentes, et en général de toutes les espèces monoblastiques. Les poussées de spores seraient donc plus nombreuses en un temps donné que chez les autres *Blastodinium* qui parasitent les mêmes hôtes et comme elles ont en même temps plus d'éléments, il est permis de voir là la raison de la prédominance que nous avons notée au début de ce chapitre de *B. contortum*, chez *Paracalanus parvus* et chez les deux *Clausocalanus*.

Dinospores. — J'ai obtenu à plusieurs reprises les dinospores de cette espèce à partir de sporocytes déjà libérés dans l'intestin. La forme

gymnodienne n'apparaît qu'au bout de quelques heures, et après une ou deux divisions à l'état libre. L'une de ces dinospores est représentée en 99 *bis*. Elle ne diffère en rien de celles des autres espèces pigmentées. Gardées en chambre humide, elles s'arrondissent et s'enkystent au bout d'un ou de deux jours.

Scissiparité simple accidentelle. — Ce phénomène est tout à fait exceptionnel. J'ai dit au début de ce chapitre que je n'en avais observé en tout que trois cas seulement.

1[er] *cas*. C'est celui d'un parasite présentant à l'intérieur d'une coque externe, contenant elle-même *n* sporocytes, deux coques indépendantes protégeant chacune 1 trophocyte et 16 sporocytes (fig. LXXXIX). Si la forme de l'individu total ne laisse pas de doute qu'il s'agisse d'un *B. contortum*, il faut reconnaître que la forme des coques secondaires est fort aberrante pour cette espèce. L'ensemble des deux coques secondaires occupe bien exactement la place qu'occuperait normalement l'unique coque secondaire. Mais chacune d'elles a la forme d'un croissant de lune sans marques de torsion en hélice, et je me demande quel aurait bien pu être le galbe des deux individus qui seraient résultés de la déhiscence de la coque primaire. A remarquer aussi que dans l'une d'elles le trophocyte est équidistant des pôles, tandis que dans l'autre, il est en situation extrême. Ces trophocytes sont d'ailleurs singulièrement robustes.

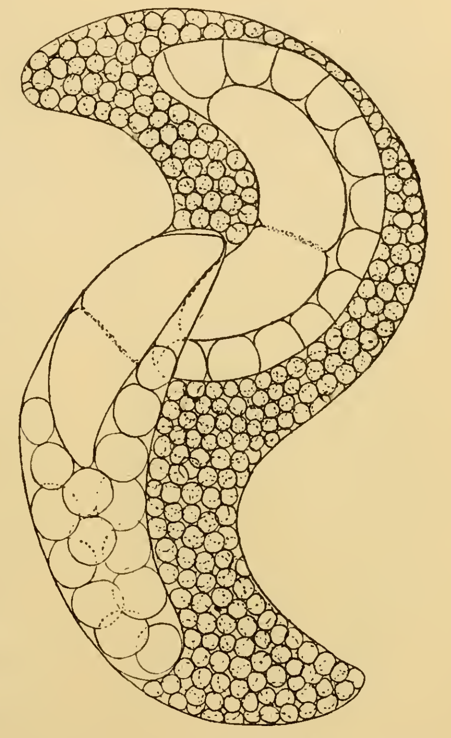


Fig. LXXXIX. *Blastodinium contortum* de *Clausocalanus furcatus*. Individu scissipare. On remarquera la forme aberrante des coques internes. (Préparation comprimée) (× 360).

Cette forme aberrante des parasites secondaires a peut-être la valeur d'une mutation, qui serait ici l'effet de ce phénomène exceptionnel qu'est pour *B. contortum* la scissiparité, agissant sur l'organisme comme le ferait un traumatisme. Il ne semble pas d'ailleurs qu'une telle forme ait jamais pu se fixer, du moins dans nos parages, car je n'en ai jamais trouvé

d'autres exemples la rappelant de près ou de loin. Au surplus la scissiparité simple ne produit-elle pas toujours de semblables anomalies. Les deux autres cas étudiés en sont une preuve.

2e *cas*. Il s'agit de deux parasites indépendants rencontrés dans un même *Paracalanus*. Tous deux de la forme *contortum* type, ils sont rigoureusement semblables et exactement au même stade de leur sporogénèse : I.2.32.128, ce qui permet, je crois, d'écarter l'idée qu'ils pourraient provenir de deux dinospores qui se seraient simultanément introduites et parallèlement développées dans le Copépode. Ce n'est point là cependant une certitude absolue.

La figure XC les représente en place dans l'intestin du Copépode, lequel est vu par sa face droite. On voit qu'ils sont en situation réciproque, disposés au mieux de l'utilisation de leurs courbures pour la réalisation du volume minimum.

Cette situation, ils l'auraient probablement acquise par l'effet des pressions de la paroi digestive, s'ils ne l'avaient eue d'emblée du simple fait de leur disposition originelle dans la coque de l'individu initial. On peut concevoir que l'anomalie du cas n° 1 résulte de ce que les sporocytes fils n'ont pas, après la division qui les a produits, régénéré l'un sa moitié antérieure, l'autre sa moitié postérieure.

FIG. XC. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* (forme type). Groupe II (scissiparite exceptionnelle) (× 360).

Le troisième cas, a été constaté chez la variété *hyalinum*. Nous y reviendrons au paragraphe consacré à celle-ci. Il faut peut-être aussi considérer comme d'origine scissipare l'association binaire de deux formes supertordues, représentées par la fig. XCVII, p. 191.

II. Variations[1].

Pour analyser la forme des individus de cette espèce et rendre compte de l'étendue des variations qu'elle comporte il faut en considérer le galbe est la structure.

Les caractéristiques du galbe sont la longueur du pas de l'hélice, le nombre de ses tours, et le rapport du diamètre équatorial à la distance des pôles.

De la structure, il faudra envisager :

1° La situation des coques les unes par rapport aux autres, en particulier leurs distances aux pôles, qui varient selon le degré d'obliquité du plan de scission du trophocyte. Une scission très oblique, sublongitudinale, telle que le gonocyte est latéral au trophocyte, produit une génération de sporocytes qui déborde cette dernière également en avant et en arrière[2]. Une scission plus transversale, telle que le gonocyte est postérieur au trophocyte, a pour conséquence le refoulement de celle-ci en avant par les sporocytes qui se développent derrière elle ;

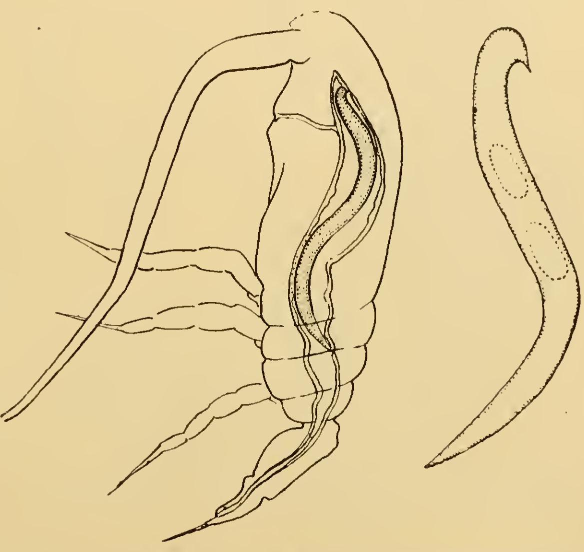


Fig. xci. *Paracalanus parvus* au IIe stade cyclopoïde, parasité par *Blastodinium contortum* (forme grêle). Stade I. (× 150). Le parasite isolé (× 280).

2° L'étendue du hile. Ce caractère est fonction de la durée absolue de la période sporogénétique et du degré de torsion de l'individu. Quand la période sporogénétique est courte, les sporocytes d'une poussée ne se multiplient pas assez vite pour former

1. Je n'ai nullement la prétention de faire ici une étude méthodique de la variation chez *B. contortum.* Je n'ai de données biométriques suffisantes que pour un très petit nombre d'individus. Une étude de ce genre ne peut être entreprise avec toutes les garanties désirables de certitude, sur le matériel qui nous occupe, à cause de l'impossibilité absolue, où l'on est de choisir les parasites tous au même stade, afin qu'ils soient rigoureusement comparables. Ceci est vrai pour tous les *Blastodinium.* De deux individus au même stade 1/32 par exemple, l'un peut avoir produit 20 poussées de sporocytes tandis que l'autre en sera à sa première.

2. C'est la même cause : division sublongitudinale du trophocyte, qui chez *B. navicula*, engendre le même effet: situation constamment médiane du trophocyte.

à la coque qui les sépare de la poussée suivante, et qui se dilate au fur et à mesure que poussent les cellules qu'elle contient, un revêtement continu. Il subsiste alors un hile assez étendu. Quand la période est longue, les sporocytes recouvrent toute la surface de la coque qui leur est sous-jacente et le hile est réduit. Il peut même y avoir deux assises de sporocytes d'une même poussée.

On conçoit que le hile se comble le plus facilement chez les formes les moins tordues, puisque la torsion a pour effet de rendre tangentes intérieurement les unes aux autres les coques successives ;

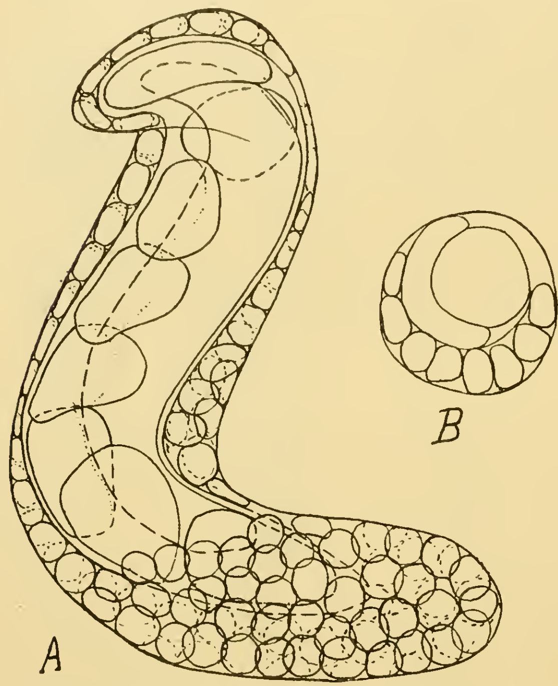


Fig. xcii. *Blastodinium contortum* de *Paracalanus parvus* (type moyen grêle); *a*, forme diblastique ; *b*, sa section en coupe optique.

3° Le degré de pigmentation.

Type *contortum* moyen. — Nous avons vu que chez les individus jeunes, la torsion était égale à un tour, ou un tour et demi environ. Nous considérons cette torsion d'un tour à un tour et demi comme originelle, nous réservant d'en justifier plus loin, et nous la considérons comme caractéristique du type *contortum* pur. Ce type se trouve surtout réalisé par les *B. contortum* des *Paracalanus* adultes, tels que ceux représentés par les figures 94.

L'hélice est à pas relativement court de sorte qu'en projection verticale l'individu présente une forme en S ou en Z très accusée. Le corps est trapu. Le rapport du diamètre équatorial à la distance des extrémités est en moyenne de $\frac{1}{3}$. L'aspect général est robuste. L'extrémité postérieure est généralement plus massive que l'antérieure. Celle-ci est souvent subaiguë, mais très rarement recourbée en crosse, ce qui est en rapport avec le médiocre allongement du corps.

Ces *Blastodinium* ont en général 3 feuillets sporaux, au plus 4 ou 5 chacun d'une seule assise de sporocytes. Le trophocyte et les coques successives sont sensiblement équidistants des pôles du parasite, parfois un peu plus proches du pôle antérieur que du pôle postérieur. Ils ont la forme et la courbure de la coque externe. Le hile est toujours bien marqué. Il occupe toute l'étendue de la seconde coque, sauf son extrémité postérieure, qui est noyée dans la masse des sporocytes.

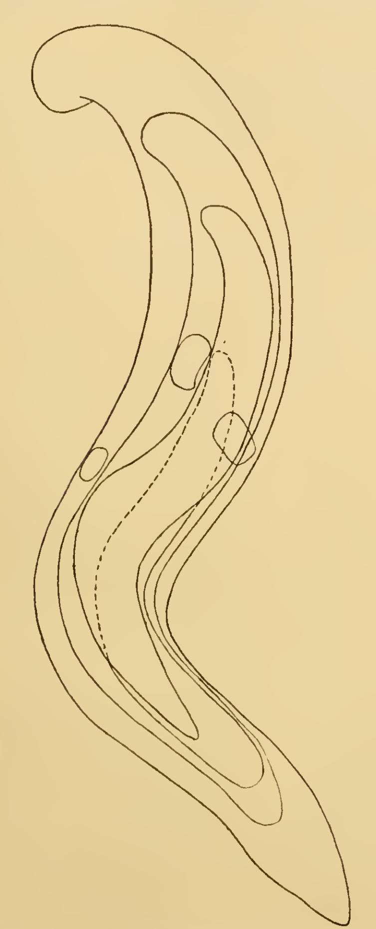


FIG. XCIII. *Blastodinium contortum* de *Clausocalanus furcatus*. Forme grêle triblastique. (× 360).

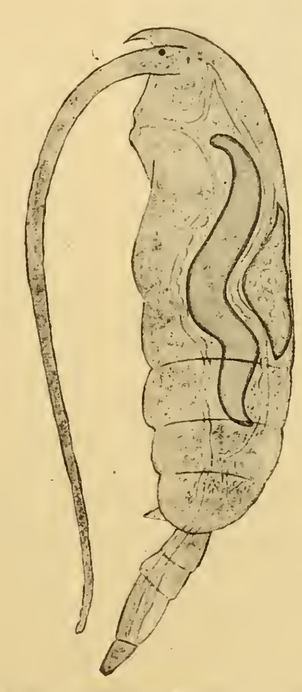


FIG. XCIV. *Clausocalanus furcatus* ♀ à trois pléonites parasitée par *Blastodinium contortum* forme supertordue. (× 150).

Une forme telle que celle figurée en 94 avec son hile réduit et ses sporocytes 1 en deux assises, est exceptionnelle. Elle l'est aussi par le défaut de la pigmentation. La teinte du pigment est jaune verdâtre. Quand la dépigmentation n'est que partielle, elle est toujours beaucoup plus marquée au pôle antérieur qu'au pôle postérieur, au centre qu'à la périphérie.

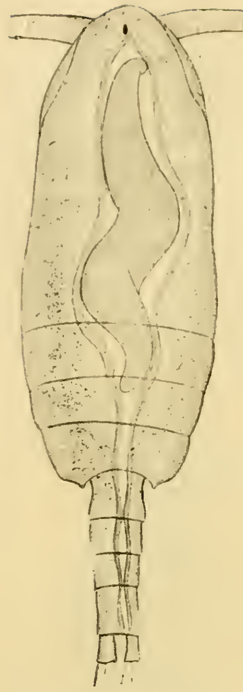


FIG. XCV. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum,* forme supertordue. (× 150)

Les individus pigmentés sont plus chargés d'inclusions que les incolores. Chez ceux-ci, toute trace du substratum même du pigment peut disparaître. Ce sera la règle chez les formes de la variété *hyalinum.*

A partir de ce type *contortum* pur, la variation s'exerce dans deux sens opposés. Elle aboutit soit à une torsion plus accentuée du corps et à l'amincissement du galbe, soit à une détorsion accompagnée d'un empâtement de la forme.

FORMES SUPERTORDUES. — Les figures 95, 96, LXXX, LXXXI, XCIV, XCVII montrent des *Blastodinium* à 3 feuillets sporaux qui décrivent deux tours et deux tours et demi d'hélice, à pas très long. La distance des pôles peut atteindre 300 à 400 μ. Le rapport du diamètre équatorial à la distance des pôles est de $\frac{1}{5}$ à $\frac{1}{8}$. On remarque, en rapport avec l'allongement du corps, la courbure en crosse très accentuée de l'extrémité antérieure, et la tendance des coques à se rapprocher de cette extrémité. Le hile est plus étendu que dans les formes précédentes, ce qui est une conséquence de la torsion plus accusée. L'extrémité postérieure de la seconde coque affleure la surface complètement dégagée des sporocytes les plus anciens. Ces formes sont généralement bien colorées, mais leur pigmentation est sujette aux mêmes variations que chez les formes types. Elles sont loin d'être aussi communes que ces dernières. Elles se rencontrent aussi bien chez les *Clausocalanus* que chez les *Paracalanus.* Leur taille est en rapport avec celle de leurs hôtes.

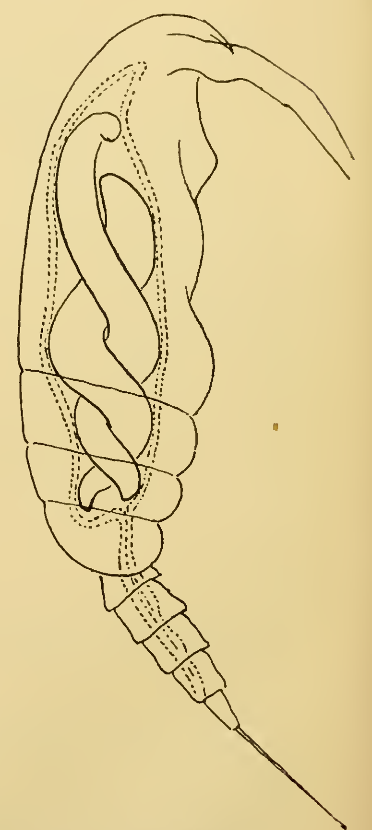


FIG. XCVI. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum,* forme supertordue, groupe II (sclsslparité exceptionnelle) (× 150).

Ce type supertordu m'a fourni chez *Paracalanus parvus* un cas d'association binaire, d'origine vraisemblablement scissipare (fig. XCVII). Les deux individus étaient en effet au même stade : 3 feuillets sporaux. Leur torsion, ainsi que leur élongation, était la plus accentuée que j'aie jamais observée. Ils étaient enroulés l'un sur l'autre, comme les deux serpents d'un caducée, mais ils avaient cependant leur orientation normale. Ils fournissaient ainsi le plus bel exemple d'utilisation maxima de la cavité intestinale.



FIG. XCVII. *Bl stodinium contortum* de *Paracalanus parvus*. Forme supertordue, groupe II (scissiparité exceptionnelle) (× 360).

FORMES DÉTORDUES. — La variation due au redressement du corps nous intéressera davantage, car elle aboutit à des formes qui sont beaucoup plus éloignées du type que celles que nous venons d'examiner, et que l'on doit même considérer, nous le montrerons, comme étant en voie de s'en isoler.

Dans ces formes redressées, les tours d'hélice ne sont plus représentés que par de simples sinuosités en S ou en Z, en double S ou en double Z, soit qu'elles dérivent de formes à un tour ou à deux tours de spire. Car les unes et les autres paraissent capables de subir la détorsion. Celle-ci consiste surtout en un aplatissement du corps dans le sens latéral, en une atténuation des sinuosités dans le sens dorso-ventral. Une des conséquences du redressement est la réduction du hile, qui chez ces formes disparaît complètement lorsque la période n'est pas trop courte. Un autre phénomène qui est sans rapport immédiat avec le précédent, puisqu'il se manifeste aussi bien chez les formes très tordues, mais dont s'accompagne presque toujours le redressement, c'est la dépigmentation partielle et le plus souvent totale.

La figure 97 représente une forme tétrablastique parasite de *Clausocalanus arcuicornis*, qui paraît dérivée d'un type à faible torsion. A part la crosse antérieure, il n'y a qu'une courbure dorso-ventrale. A remarquer que le trophocyte est plus incurvé que le corps entier. Le hile est très étendu, mais limité à la face droite du corps. Dépigmentation totale.

La figure 98 montre une autre forme redressée parasite de *Clausoca-*

lanus arcuicornis; forme de grande taille, à 7 feuillets sporaux (430 μ sur 80 μ) dont les deux premiers chacun à deux assises de sporocytes. Abstraction faite de la crosse, une seule courbure médiane bien marquée. Le hile est aussi, bien que très étendu, unilatéral. Le trophocyte a la courbure du corps, moins la crosse. Il est totalement incolore. Les feuillets sporaux sont d'autant plus colorés qu'ils sont plus anciens. Mais leurs trophocytes antérieurs sont complètement dépigmentés.

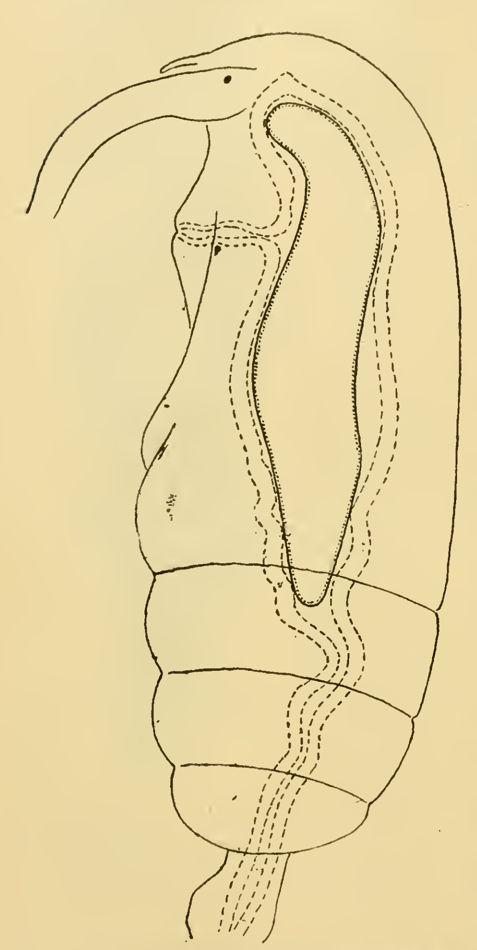


FIG. XCVIII. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ parasitée par *Blastodinium contortum*, forme détordue (×150).

La forme tétrablastique qui est représentée par la figure 97, parasite d'un *Paracalanus*, a un galbe plus complexe que les précédentes et dérive probablement d'un type à un tour et demi ou deux tours de spire. Le hile est à peu près complètement comblé. Il n'y a qu'un affleurement très limité de la coque 2 à la partie postérieure ventrale du parasite, et un autre encore plus réduit dans la région antérieure de la face ventrale. La courbure du trophocyte est moins accusée que celle du corps. La dépigmentation est incomplète, mais égale, ce qui est rare.

Chez tous les parasites précédents, le trophocyte est encore au moins aussi tordu que le corps. La figure CVIII représente des formes où le trophocyte et les coques les plus jeunes sont plus redressés.

Ces formes à trophocyte redressé nous amènent au type *hyalinum*, chez lequel ce galbe de la cellule initiale est de règle.

Blastodinium contortum hyalinum Chatton 1911

Fig. 37, pl. IV; 100-104, pl. IX.

B. hyalinum Chatton (1911, p. 474).
« Parasit I », Apstein (1911, p. 207).

Type de la variété parasite de *Clausocalanus arcuicornis* Dana, à Banyuls-sur-Mer. Fig. 100-104, pl. IX, et fig, c, ci, cii, cix, cxv.

Sommaire

Hotes. — Cette variété se rencontre à Banyuls dans les mêmes hôtes que les formes types. Elle est moins fréquente que ces dernières chez *Paracalanus parvus*, mais elle prédomine au contraire chez les *Clau-*



Fig. xcix. *Paracalanus parvus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum*. Stade I-8-16 (× 150).



Fig. c. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum* (× 150).

socalanus. Elle y est même plus commune que les formes normales.

Je rappelle qu'Apstein (1911) a observé chez différents Copépodes de la mer du Nord et de la Baltique méridionale : *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus* (sp?), *Paracalanus* (sp.?) où il les a trouvés communs, et chez *Centropages* (sp?) et *Acartia Clausi* où ils n'ont été vus

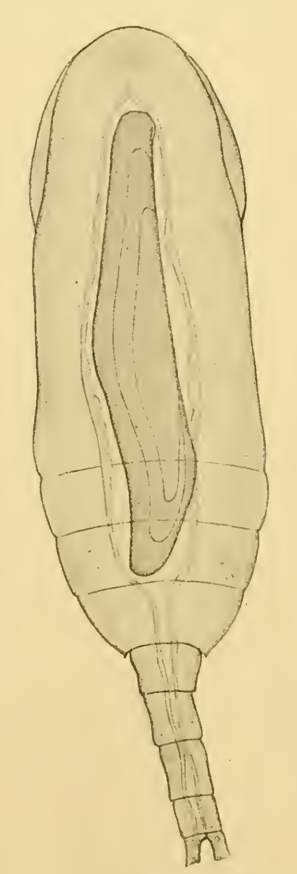


Fig. ci. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum* (× 150).

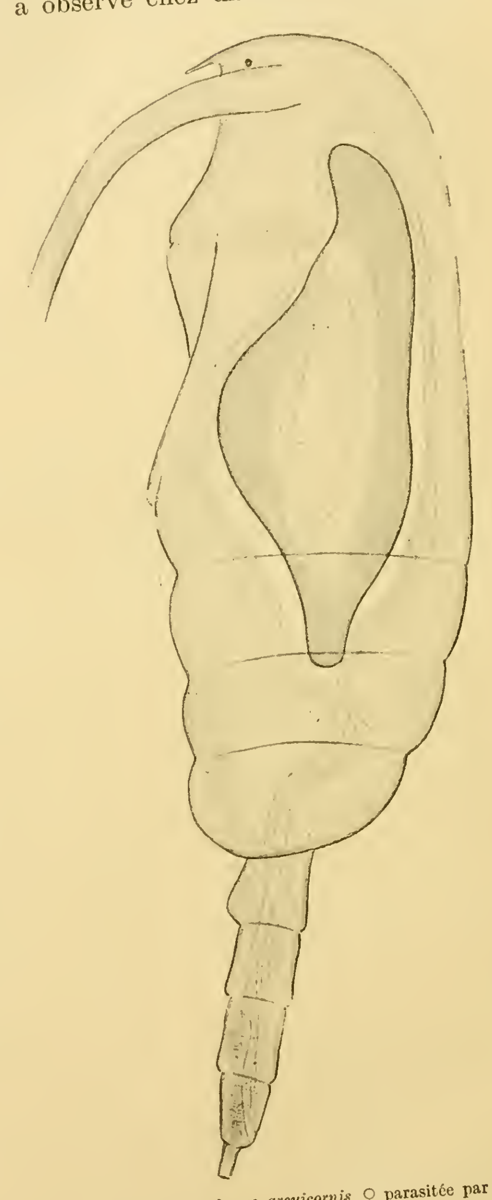


Fig. cii. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum*, forme très trapue (× 150).

qu'une fois, des parasites sur la nature et les affinités desquels l'auteur ne s'est pas prononcé. Nous montrerons après avoir étudié les formes

de Banyuls, qu'on doit leur identifier les parasites signalés par Apstein, sous la rubrique « *Parasit I* ».

Abandonnant le plan suivi partout dans ce mémoire pour la description des espèces, nous étudierons d'abord les formes adultes qui nous permettront une comparaison immédiate avec les formes redressées de *B. contortum* dont il vient d'être question.

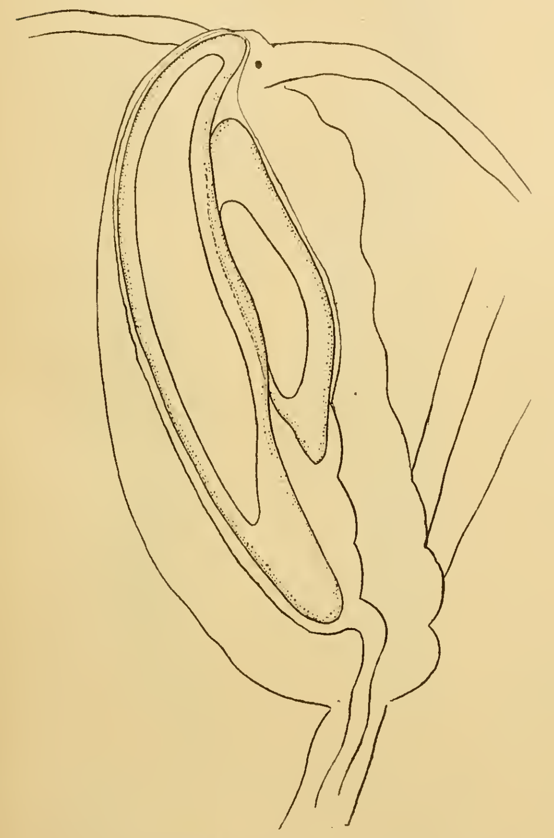


Fig. CIII. *Clausocalanus furcatus* ♀ parasitée par *Blastodinium hyalinum*. Deux individus dissemblables (× 150). (Croquis rapide. Préparation comprimée.)

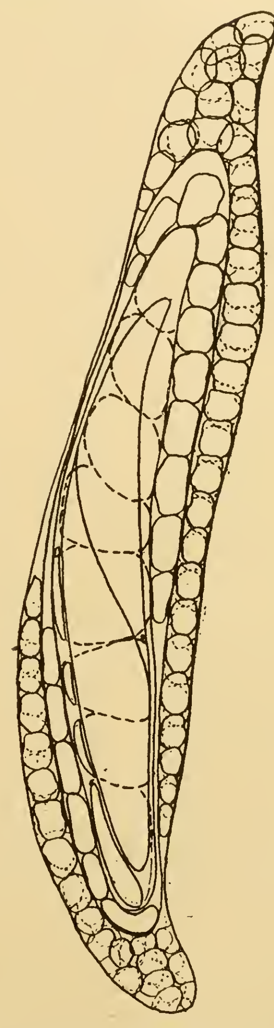


Fig. CIV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*. Forme grêle triblastique ayant certains caractères de *B. contortum* (forme et division subtransversale du trophocyte) (× 260) (vue en coupe optique).

I. Stades polyblastiques.

Forme. Dimensions. Orientation. — *B. hyalinum* est comme *B. contortum* une forme essentiellement solitaire. L'unique exception

constatée à cette règle sera discutée à la fin du paragraphe relatif à la reproduction.

La figure 37 représente un parasite en place dans son hôte. Il saute aux yeux que son orientation dans l'hôte est exactement celle qu'y offrent les diverses formes de *B. contortum*. Il est donc inutile d'y insister à nouveau.

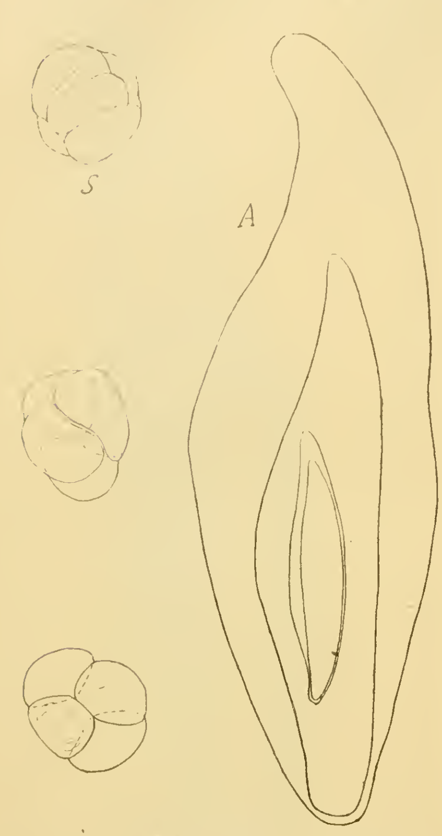


FIG. CV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis* ; *a*, forme triblastique trapue (× 260) ; *s*, sporoytes moyens de la même, en voie de division tétrade (× 550).

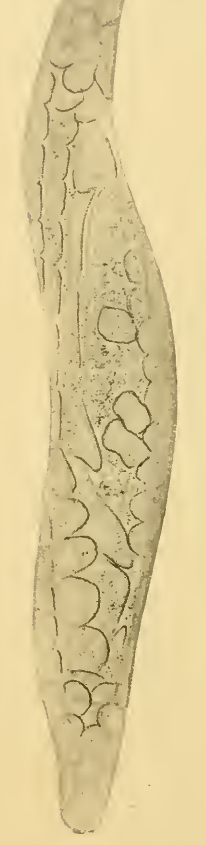


FIG. CVI. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*, coques internes d'une forme grêle tétrablastique (× 180) (très grande taille).

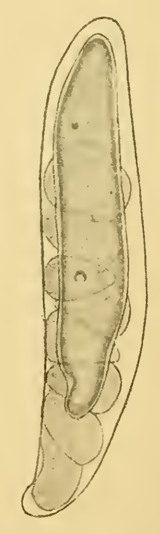


FIG. CVII. *Blastodinium hyalinum* trophocyte et sporocyte, extraits d'un parasite polyblastique. (× 260).

Considérons particulièrement le parasite de la figure 100. C'est une une forme moyenne, du type le plus commun. Elle mesure 330 µ entre les pôles sur 110 µ de large et présente trois feuillets de sporocytes recouvrant le trophocyte. On ne peut plus parler pour elle de galbe hélicoïdal. Il subsiste pourtant des traces manifestes de la torsion primitive : ce sont les sinuosités du contour, et une déviation légère, mais encore nette, du pôle antérieur vers la gauche et du pôle postérieur vers la

droite. On remarque que ces sinuosités reproduisent à peu près exactement celles de la forme redressée de la figure 97. Si elles sont plus accentuées que ces dernières, cela tient à ce que le parasite est moins gonflé de sporocytes. Les formes à nombreux feuillets sporogénétiques sont en effet beaucoup plus massives et la concavité de la face dorsale en particulier y disparaît complètement. Dans les unes et les autres, le ventre équatorial est très pro-



FIG. CVIII. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*. Forme tétrablastique (× 260).



FIG. CIX. *Blastodinium hyalinum de Clausocalanus arcuicornis*, forme grêle tétrablastique (× 180) (très grande taille).

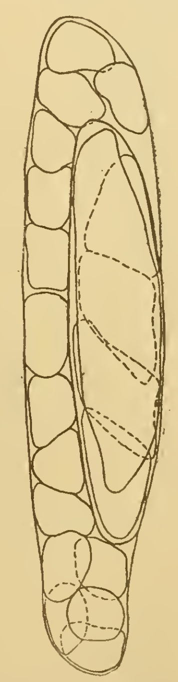


FIG. CX. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis*, coques centrales d'un gros individu trapu (× 260).

noncé, tandis qu'au contraire le quart antérieur du corps a tendance à s'effiler en un long col qui s'enroule en crosse à son extrémité. La partie

postérieure conserve son aspect massif et chez les formes très développées, elle fait corps avec la masse moyenne du parasite. La taille des plus grandes formes (tétrablastiques) peut atteindre, chez *Clausocalanus arcuicornis* 830 μ sur 160 μ.

Rapports du trophocyte et des feuillets de sporocytes. Obturation du hile. — Chez *B. contortum* type, la forme du trophocyte et des coques les plus récentes reproduisait à peu près fidèlement, toutes proportions gardées, celle du parasite total. Ici, il n'en est plus de même. Dans l'individu que nous considérons, la coque II est encore à peu près semblable à la coque I, mais son extrémité antérieure ne présente point l'enroulement en crosse. La coque III diffère de la précédente par la réduction du col antérieur et surtout par l'absence de concavité dorsale. Quant à la forme du trophocyte, elle n'a plus rien de commun avec celle du parasite entier. C'est un cylindre à peine incurvé à pôle antérieur arrondi, et à pôle postérieur aigu. Cet aspect plus ou moins rigide du trophocyte, contrastant avec le modelé sinueux du parasite et des coques externes,

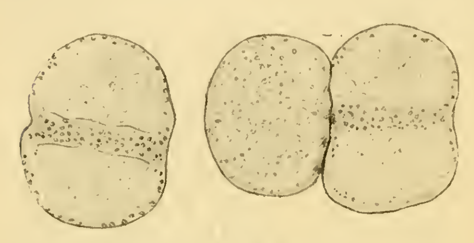
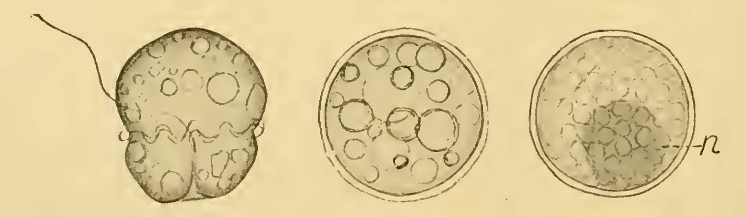


Fig. cxii. *Blastodinium hyalinum.* Sporocytes déhiscents, montrant l'accolement en croix × 1200).



G. cxiii. *Blastodinium hyalinum* de *Paracalanus parvus*, spores et kystes de ces spores dans la carapace du Copépode mort (au bout de 10 heures). En *n*, noyau sporal coloré par le vert de méthyle acétique. (× 1200).

est tout à fait caractéristique de *B. hyalinum*. Un autre caractère très constant des formes moyennes et ultimes de cette variété est l'absence complète de hile, caractère qui ne se retrouve chez aucun autre *Blastodinium*. La couche des sporocytes I est continue. Elle enveloppe de toutes parts la coque II. Dans les parasites très développés à 4 et 5 feuillets de sporocytes, l'on pourrait voir encore le deuxième feuillet enfermer complètement la troisième coque. Mais il n'en est pas ainsi chez l'individu qui nous occupe. Le deuxième feuillet est interrompu sur toute la face

droite de la coque, formant là un hile homologue du hile de *B. contortum*. Chez tous les *B. hyalinum* que j'ai pu examiner, le hile existe toujours dans les coques centrales. Nous verrons qu'il existe toujours aussi chez les parasites jeunes. Il ne se comble que chez les individus adultes à partir du troisième feuillet de sporocytes.



FIG. CXIV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus furcatus*. Stade I dégénérescent (× 360).

Défaut de pigmentation et absence d'inclusions — Le parasite est toujours entièrement et complètement incolore, et il passe très facilement inaperçu à côté des parasites presque toujours brillamment colorés que sont la plupart des autres *Blastodinium*. Le substratum du pigment lui-même a disparu. Il n'y a plus trace de chromoplastes. Les globes de réserves adipeuses ou amylacées y font complètement défaut. Seule une zone équatoriale, finement granuleuse, contraste avec l'aspect hyalin du corps. Les noyaux sont invisibles sur le vivant. Il n'y a point de vacuoles. L'aspect des éléments rappelle beaucoup celui des *Apodinium* et des *Syndinium*.

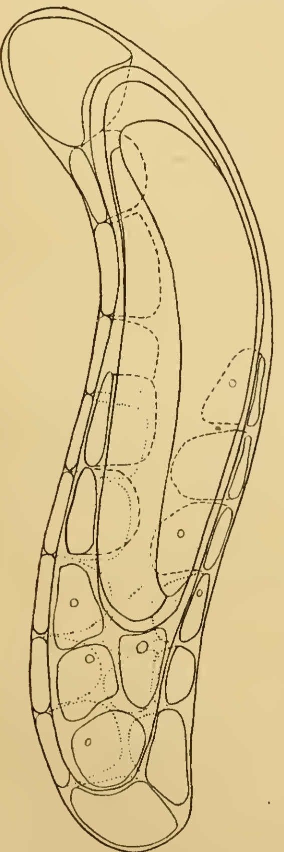


FIG. CXV. *Blastodinium hyalinum* de *Clausocalanus arcuicornis* à trois pléonites. Stade diblastique. On remarquera la scission sublongitudinale du trophocyte (× 260).

Labilité. — Un caractère d'ordre physiologique, mais très constant, de cette espèce, est son extrême labilité au contact de l'eau de mer. Alors que les formes colorées les plus fragiles *B. Mangini* ne souffrent qu'à la longue de son contact, *B. hyalinum* y subit de suite une altération profonde qui consiste dans la résolution rapide de son cytoplasme normalement si homogène, en un granulum sombre semé de vacuoles où s'observent des mouvements browniens. Au bout de peu de temps, les cellules gonflées sont réduites à leur pellicule d'enveloppe doublée intérieurement d'une mince couche granuleuse. Nous verrons que des altérations de même ordre se produisent

dans le plasmode hyalin des *Syndinium* quand l'eau de mer diffuse dans sa masse.

II. Stades monoblastiques et diblastiques.

Les formes jeunes montrent toutes encore un galbe nettement hélicoïdal, mais beaucoup moins accusé cependant que chez *B. contortum* type. Il n'en apparaît pas moins ainsi comme un caractère primitif de ces parasites.

Le stade le plus reculé que j'ai pu examiner est représenté dans la figure 104. Il provient d'un *Paracalanus parvus* à 3 segments abdominaux où le croquis XCIX le montre en situation. Il mesure 230 μ sur 30 μ entre les pôles et présente un trophocyte, un gonocyte et 8 sporocytes. La torsion en hélice est encore manifeste, bien que très atténuée. Vu dans tous les sens, le parasite a la forme d'une S très ouverte.

Au stade suivant, les trophocytes se sont dédoublés et forment la file longitudinale ordinaire, mais celle-ci n'est point elle-même enroulée en hélice autour du trophocyte (comparer avec la figure XCII de *B. contortum* type). Le trophocyte s'est lui-même scindé suivant un plan si oblique qu'il est presque longitudinal.

Relations entre le développement et la taille de l'hote, et le développement du parasite. — Tout ce que nous avons dit à cet égard de *B. contortum* s'applique aussi à *B. hyalinum*. La taille varie de 150 (forme monoblastique) à 625 μ (forme à six feuillets) pour la longueur, et de 30 à 175 μ pour la largeur. Les formes où le ventre équatorial est le plus développé mesurent 480 μ sur 170 μ. Je n'ai jamais rencontré de formes à sept feuillets.

III. Le « Parasit I » d'Apstein 1911

Fig. CXVI.

J'ai dit déjà (p. 176) chez quels Copépodes et dans quels parages Apstein a observé ce parasite dont il n'a pas soupçonné la nature, et au sujet duquel il a commis des erreurs d'observation et d'interprétation dont il se fût gardé, sinon par des recherches plus soignées, du moins par d'élémentaires précautions bibliographiques[1]. Il se serait encore épargné cette hypothèse aussi gratuite que superflue d'une évolution du parasite

1. Le *Zoological Record* fait, depuis plus de dix ans, double mention de tous les parasites nouveaux décrits ; l'une dans le livre consacré au groupe auquel appartient le parasite, l'autre dans le livre consacré au groupe auquel appartient l'hôte.

chez le Hareng, que suffisent à ruiner l'abondance de celui-là et l'absence complète de celui-ci en Méditerranée.

Mais malgré ces imperfections, que j'ai déjà relevées (**1911**), la descrip-

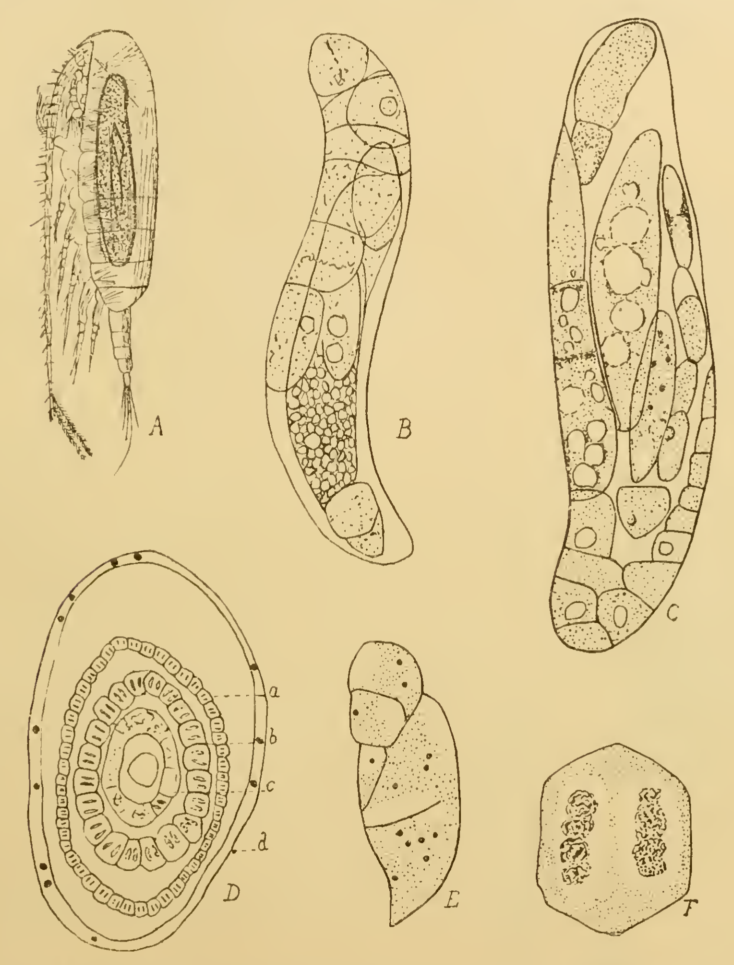


FIG. CXVI. *im* APSTEIN (1911). « *Parasit I* » de APSTEIN chez *Calanus finmarchicus. Blastodinium hyalinum* CHATTON; A, le parasite chez *Calanus finmarchicus*; B, parasite au stade I-8 (× 220); C, parasite au stade I-4-16 (× 220); D, coupe transversale d'un parasite triblastique, contenu dans l'intestin du copépode. On remarquera que tous les feuillets, même les centraux, sont figurés non interrompus. L'auteur a cru, sans doute devoir rétablir dans son dessin une continuité dont il attribuait le défaut à un accident de sa préparation. Or, nous savons qu'il existe toujours un hile dans les feuillets centraux (× 220); E, coupe longitudinale dans un jeune (?) individu, où les points noirs représenteraient les noyaux (!); F, cette figure qui représente un sporocyte du feuillet 2 est plus conforme que la précédente, à ce que nous connaissons de la cytologie de ces éléments.

tion d'APSTEIN, grâce aux croquis qui l'accompagnent, permet d'identifier avec certitude le « Parasit I » à notre *B. hyalinum.*

La figure B, par exemple, représente un jeune individu au stade I-8

probablement, tout à fait comparable à celui que représente notre figure 104. La figure C témoigne que le trophocyte et la cellule-mère se séparent par un plan de scission sublongitudinal. La figure C, rend grossièrement, mais fidèlement, la silhouette en coupe optique d'un parasite tri ou tétrablastique. D'après la figure D, qui représente la coupe transversale d'un parasite triblastique, les sporocytes formeraient autour du trophocyte trois feuillets sporaux complets et concentriques, ce qui pour les deux internes ne correspond certainement pas à la réalité, comme on en trouve la preuve dans le croquis même de l'auteur représentant les parasites en coupe optique longitudinale. Quant à la continuité du feuillet externe, nous savons que c'est bien un caractère distinctif de *B. hyalinum.*

Abstraction faite de l'organisme que représente la figure I d'Apstein et qui n'a certainement rien de commun avec le Péridinien, tous les parasites représentés ont le galbe caractéristique de *B. hyalinum.* Aucun n'a la forme nettement hélicoïdale de *B. contortum.* Nulle part Apstein, qui observait cependant *in vivo,* ne fait allusion à une coloration de son parasite. Il n'y a donc pas à douter qu'il ait eu affaire à *B. hyalinum.* Il semble ainsi que dans les mers septentrionales, *B. hyalinum* existe indépendamment, non seulement des autres espèces, mais encore de la forme type *B. contortum.* Nous reviendrons sur ce fait au chapitre consacré à l'étude des relations des espèces entre elles.

Fig. cxvii. *Blastodinium* sp. α de *Temora stylifera* (× 180).

FORMES D'IDENTITÉ INCERTAINE

Blastodinium s. p. α

Fig. cxvii.

Le 30 septembre 1908, j'ai observé dans une *Temora stylifera* Dana ♀ adulte, un très gros *Blastodinium* solitaire, que je n'ai jamais retrouvé par la suite dans ce Copépode cependant très commun dans le plancton de la baie de Banyuls. C'est aussi

le seul cas que j'ai relevé d'infection de *Temora stylifera* par un Péridinien.

Le croquis CXVII représente la forme et la constitution générale du parasite que je ne m'attarderai pas à décrire, car je n'en ai qu'une connaissance insuffisante. Extrait de l'hôte, il s'est rapidement altéré, et à cause de son épaisseur, il m'a été impossible de voir avec toute la précision désirable, les rapports des coques dans la partie centrale. Il mesurait 750 μ de long, sur 160 μ de large, le céphalothorax de l'hôte mesurant 1000 μ de long. Il était *pentablastique*. Les deux feuillets externes étaient bien colorés. Les trois feuillets centraux et le trophocyte étaient incolores. Il ne me paraît identifiable à aucun des *Blastodinium* précédemment décrits. Il a le galbe général d'un *B. Pruvoti*, mais il s'en distingue par le nombre de ses feuillets, par sa condition solitaire, et surtout par la situation médiane de son trophocyte et des coques successives. Ces deux derniers caractères le rapprocheraient de *B. contortum*, mais il ne présentait aucune trace de torsion hélicoïdale, et le trophocyte montrait une différenciation polaire normale aussi accentuée que chez *B. spinulosum* ou *B. Pruvoti*.



FIG. CXVIII. *Clausocalanus* avec *Blastodinium crassum inornatum* et un *Blastodinium* aberrant (× 160). Croquis rapide, légère compression de la préparation).

Blastodinium sp. β. (*B. inornatum ?*)

Fig. CXVIII-CXIX

Le 9 novembre 1906, un *Clausocalanus* ♀ à l'avant-dernier stade, dont le céphalothorax mesurait 650 μ m'a montré, à côté de deux *Blastodinium inornatum* au stade I-32, très pâles, un individu au stade I-8 tout différent de forme et d'aspect.

Un peu plus long et un peu plus large que ses deux coparasites, il s'en distinguait par son corps infléchi dans sa région médiane, par son pôle

antérieur légèrement pointu, quoique non effilé, par son pôle postérieur arrondi, quoique atténué, et par la situation antérieure de son trophocyte (Fig. cxviii).

Il s'en distinguait aussi à première vue par sa pigmentation : le tropho-



Fig. cxix. *Blastodinium* sp. β *de Clausocalanus furcatus*, individu aberrant d'un groupe III hétérogène dont les deux autres individus étaient du type *B. crassun inornatum* (fig. cxviii). (× 360).

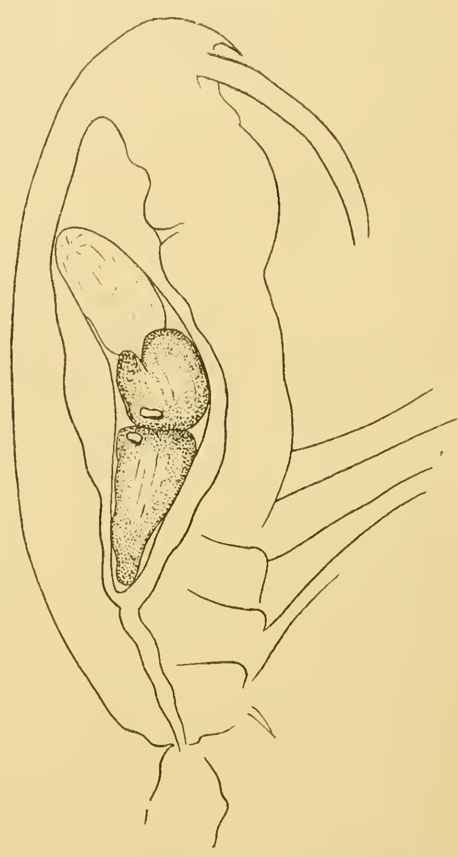


Fig. cxx. *Clausocalanus* parasité par *Blastodinium* sp. β (× 160) (croquis rapide).

cyte était tout à fait incolore et hyalin, tandis que les sporocytes étaient très fortement pigmentés et chargés de très grosses inclusions réfringentes à surface rugueuse. Le trophocyte présentait une crête très saillante à sa surface. Mais la coque, qui était plus épaisse que d'ordinaire, ne portait pas trace de spinules. C'est le seul cas où j'ai vu, au cours de mes recherches, deux parasites nettement différents d'aspect et de forme coexister dans le même Copépode.

Le lendemain 10 novembre, chez un autre *Clausocalanus* également immature, dont le céphalothorax mesurait 600 μ, je trouvai un parasite solitaire manifestement apparenté au précédent, présentant comme lui un pôle postérieur arrondi, une inflexion médiane très accentuée, un trophocyte antérieur incolore et hyalin et deux sporocytes postérieurs très pigmentés, mais non chargés d'inclusions. Il mesurait 300 μ sur 75 μ. Sa coque également épaissie était lisse. Sa concavité était tournée du côté du dos de l'hôte.

Que penser de ces parasites ? Il ne me paraît pas impossible que nous ayons affaire là à des individus anormaux ou alterés de *B. inornatum.* Chez cette forme, au stade de I-8, le trophocyte est toujours antérieur, le pôle postérieur quelquefois arrondi ; la dépression ventrale est toujours plus ou moins marquée. Il se peut que ces caractères exagérés se soient trouvés réunis chez un même individu.

Mais il est plus difficile de ramener au *B. inornatum* l'individu solitaire du 10 novembre. Je ne chercherai pas non plus à expliquer le contraste que présentaient trophocyte et sporocytes au point de vue de leur pigmentation. Il eût été bien intéressant de voir la répartition du pigment dans la cellule initiale ! Voici deux formes chez lesquelles la polarité morphologique et la polarité dynamique s'accompagnaient d'une polarité cyto-physiologique manifeste.

C'est peut-être aussi à *B. inornatum* qu'il faut rapporter les deux individus décrits ci-dessous :

Blastodinium sp. γ

Fig. CXXI-CXXII.

1° Parasite solitaire chez *Clausocalanus arcuicornis,* diblastique, stade I-2-n (fig. CXXII). Dimensions et galbe de *B. inornatum,* mais à trophocyte tout à fait antérieur, hyalin et à sporocytes I contenant, comme chez les parasites *sp. β* (voir ci-dessus) de grosses inclusions en plaquettes, dont une beaucoup plus développée que les autres. Ces plaquettes se résolvent uniformément au contact de l'eau de mer en nombreux et fins granules. Sporogénèse subintrante.

2° Parasite solitaire chez un *Paracalanus parvus* ♀ à quatre pléonites (avant-dernier stade), diblastique — stade I-1-8-64, Incolore (fig. CXXI).

Cet individu était remarquable par le renflement du pôle postérieur,

beaucoup plus obtus que le pôle antérieur. La scission déjà achevée du trophocyte en deux cellules subégales non enfermées dans une coque commune paraît correspondre à une division scissipare. On remarquera aussi la brièveté de la période qui a séparé les deux poussées successives. Je rappelle que nous avons constaté un cas certain de sporogénèse subintrante chez *B. inornatum* (v. p. 138).

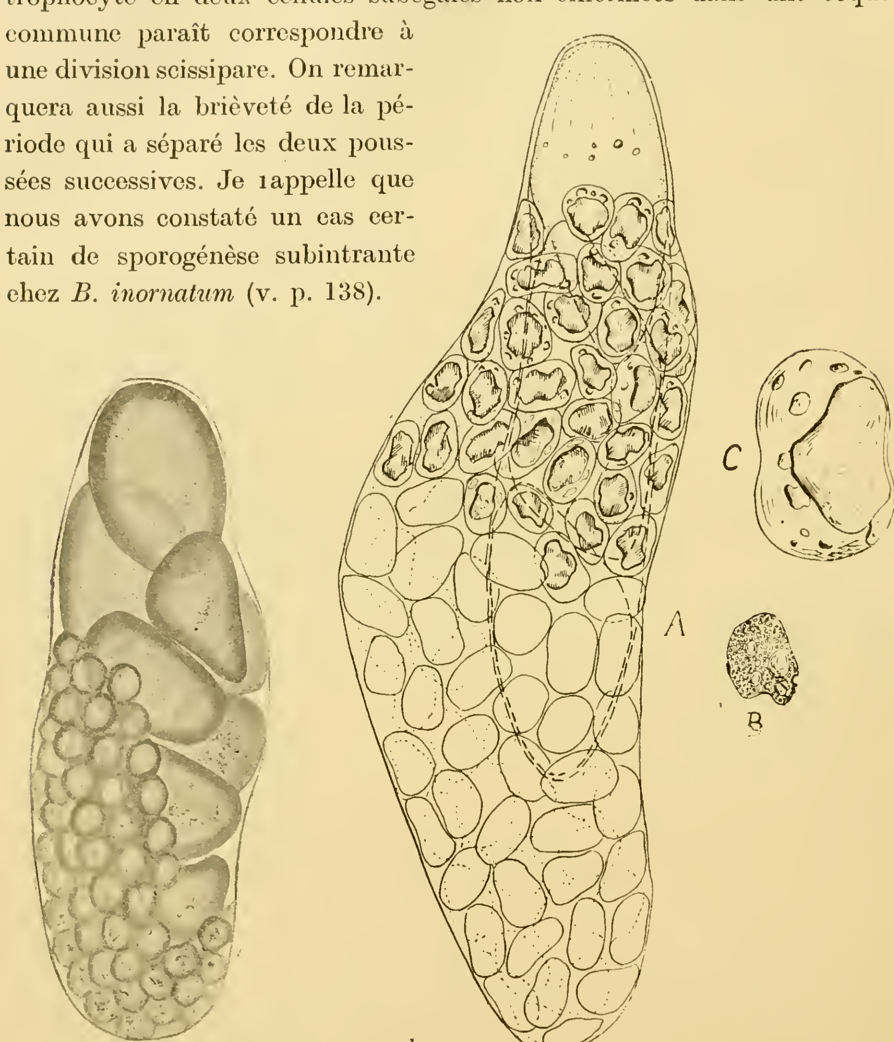


FIG. CXXI. *Blastodinium* sp. γ de *Paracalanus parvus*. (× 360).

FIG. CXXII. *Blastodinium* sp. γ de *Clausocalanus arcuicornis*; *a*, form diblastique (× 260); *c*, sporocyte avec ses plaquettes (× 550); *b*, résolution d'une plaquette en grains.

Blastodinium s.p. δ

Fig. CXXIII.

Il s'agit d'un *Blastodinium* grégaire (quatre individus) rencontré une fois chez un *Corycœus venustus* ♀ adulte, ayant le type structural et les caractères de coloration des *B. Mangini* et *navicula*, et dont la

forme était intermédiaire entre celles de ces deux espèces : fuseaux allongés rectilignes, mesurant 300 μ sur 55 μ. Stades monoblastiques entre I-16 et I-128 et un stade polyblastique I-16-n. Je vois là une variété allongée de *B. navicula* ou un groupe égaré chez *Corycœus venustus* de *B. Mangini*, plutôt qu'une forme réellement intermédiaire entre eux. Le mode de scission du trophocyte, si différent chez ces deux espèces. ne permet guère de concevoir que l'une puisse passer à l'autre.

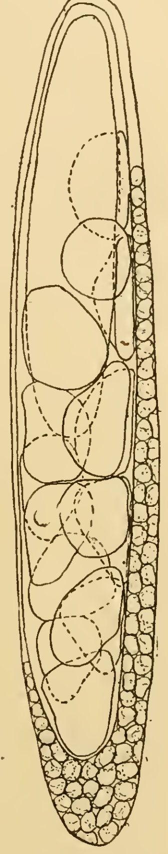


FIG. CXXIII. *Blastodinium* sp. γ de *Corycoeus venustus* ♀. Parasite diblastique d'un groupe IV homogène (× 360).

Cytologie des Blastodinium

Fig. 105-121, pl. X, et fig. 122-127, pl. XI.

Sommaire

J'ai déjà décrit tout ce que par l'examen attentif de l'organisme vivant, l'on peut connaître de sa structure intime. Nous savons déjà quels sont les rapports généraux du noyau des centres et du cytoplasme, quels sont la distribution et le régime du pigment, la marche des mitoses, etc., l'organisation des dinospores. Nous savons aussi que tout cela varie peu d'une espèce à l'autre. C'est pourquoi nous pouvons réunir ici dans un chapitre d'ensemble tous les résultats du contrôle par les méthodes cytologiques de ce que nous a appris l'examen *in vivo*, et dans cet exposé même, il n'y aura aucun intérêt, telle est l'unité de structure, à faire une étude séparée de chaque espèce, sauf à indiquer au passage les différences qu'elles peuvent présenter.

Nous étudierons successivement le trophocyte et les sporocytes qui, nous le verrons, diffèrent autant par leur structure que par leur taille et leur aspect général.

I. Le trophocyte.

Cytoplasme. — Le cytoplasme qui, à l'état vivant et lorsqu'il n'est pas chargé d'inclusions, est extrêmement hyalin, apparaît, lorsque coagulé

par les réactifs, comme une masse très dense, très colorable et assez hétérogène. Il semble formé d'une trame fondamentale à mailles serrées et d'une substance fluide imprégnant le reticulum. Cette structure se voit bien surtout à la marge du corps, là où l'action trop brutale du fixateur a eu pour effet de chasser la substance fluide. La trame réticulée est là au contact de la cuticule, et ses mailles peuvent être à ce niveau quelque peu serrées, constituant comme un ectoplasme.

Périplaste. Cuticule. Coque. — La cuticule ou périplaste est très inégalement développée selon les individus, et ce degré de développement paraît surtout en rapport avec le temps de la mue cuticulaire. L'absence de cuticule témoigne d'une mue récente. Une cuticule bien individualisée indique une mue prochaine. Dans certains cas, chez *B. inornatum*, par exemple, j'ai vu la cuticule, striée normalement à sa surface comme le plateau de certains épithéliums (fig. 118).

Le périplaste se colore comme le cytoplasme ou très peu plus intensément parce que plus condensé. La cuticule décollée se colore plus faiblement. Indépendamment de ces caractères histologiques, la cuticule présente les réactions suivantes :

L'acide iodhydrique iodé fumant préconisé par Mangin (1897), qui colore la cellulose en bleu, ou en bleu violacé, dissout instantanément la coque des *Blastodinium* lorsqu'on le fait agir sur elle en masse et brusquement. Mais lorsqu'on le fait agir progressivement en le faisant diffluer entre lame et lamelle, la dissolution ne se produit que lorsque l'acide ayant chassé toute l'eau de mer se trouve à l'état concentré autour du parasite. Si l'on examine attentivement celui-ci, on voit pendant un court instant sa coque prendre une teinte faible, rosâtre violacée qui disparaît dès que la dissolution commence. L'acide dilué à 50 p. 100 ne dissout ni ne colore la coque.

L'acide sulfurique pur à 60° Beaumé provoque la dissolution immédiate de la coque.

L'acide chlorhydrique pur à 22° ne la dissout qu'au bout d'une heure, mais la réduit presque instantanément à une pellicule extrêmement mince, difficile à voir.

L'acide azotique pur à 36° ne dissout pas même au bout de trois heures, mais réduit aussi l'épaisseur et la visibilité de la coque.

L'acide acétique cristallisable la gonfle au contraire légèrement sans la dissoudre.

La potasse et la soude en solution aqueuse ou alcoolique concentrée,

l'hypochlorite de soude étendu ou concentré ne la modifient pas.

La solubilité dans les acides forts permet de conclure contre la nature cellulosique de cette coque, malgré la coloration violette très fugace obtenue par l'action progressive de l'acide iodhydrique iodé, qui s'obtient également avec d'autres substances. Peut-être cette coloration correspond-elle cependant à des traces de cellulose ou d'amidon imprégnant la membrane.

Cette même solubilité dans les acides forts à froid, et la résistance aux alcalis concentrés excluent l'idée que la coque des *Blastodinium* pourrait être de nature pectique. Elle est d'ailleurs indifférente à l'action du rouge de ruthénium.

Le mélange de rosaazurine A et benzoazurine R également préconisé par MANGIN (1895), comme réactif de la callose, qui sous son action se teinte en rose, ne m'a fourni aucune coloration.

Etant données ces propriétés d'ordre négatif, il n'est pas possible d'identifier actuellement la substance qui constitue la coque des *Blastodinium* à l'une quelconque de celles bien caractérisées, qui entrent dans la constitution des membranes végétales.

LACUNES. VACUOLES. INCLUSIONS. — Chez *B. spinulosum*, *B. Pruvoti*, *B. contortum*, les inclusions fluides sont peu abondantes. Chez beaucoup d'individus elles font complètement défaut.

Chez *B. crassum* au contraire, et il semble que cette espèce doive en partie à la quantité de liquide dont son corps est imprégné son galbe renflé, les lacunes et vacuoles prennent souvent une extension considérable. Dans toutes ces espèces, leur siège est surtout dans le cytoplasme équatorial. On peut voir là soit une série de vacuoles séparées par des trabécules tendus plus ou moins radiairement à partir d'un point central, ou au contraire une vaste lacune indivise. Même chez les individus à cytoplasme compact, le centre de la région équatoriale se présente toujours plus clair, moins dense que le reste de la masse.

En dehors du cytoplasme équatorial, les lacunes ou vacuoles siègent dans le cytoplasme polaire, plus ou moins régulièrement disposées sur le pourtour de la zone archoplasmique qui n'en est point envahie. Là aussi, chez *B. crassum* elles peuvent confluer en vastes lacunes.

Les régions où abondent les vacuoles sont aussi celles où se rencontrent les inclusions solides. Sur les coupes celles-ci se présentent sous trois aspects différents : 1° des inclusions basophiles, globes plus ou moins volumineux ou granules infimes ; 2° des inclusions acidophiles particulièrement bien

mises en évidence par la double coloration de Prenant ; 3° des corps gras réduisant énergiquement l'acide osmique. La figure 113 représentant un *B. spinulosum* à réseau chromoplastique bien développé, fixé au Flemming, et coloré d'une façon très ménagée à la safranine montre l'abondance et la répartition de la graisse.

Réseau chromoplastique. — Le réseau chromoplastique est bien mis en évidence sur les coupes, grâce à son énergique basophilie. A cet égard, il se comporte comme tous les plastes générateurs de pigments assimilateurs des Protistes et des Végétaux colorés.

Le siège du réseau chromoplastique est la couche sous-jacente à la cuticule. Mais il peut envoyer aussi des trabécules dans la profondeur. Les images qu'il fournit sont très variées. J'en ai figuré quelques-unes qu'il me paraît inutile de décrire (fig. 105, 106, 107, 110, 113, etc.).

Je suis fort embarrassé pour interpréter l'ensemble des corps sidérophiles qui sont répandus partout, sous forme de petits fuseaux très effilés aux deux bouts, dans le corps de certains *B. crassum*, comme celui que représente la fig. 114. S'agit-il d'un système chromoplastique profond ou d'un appareil mitochondrial ? Les deux interprétations peuvent d'ailleurs se concilier, si l'on admet que l'élément chromoplastique comme l'amyloplaste (Guilliermond), ou le grain de pigment animal, a pour origine une mitochondrie.

Les *Blastodinium*, en raison des variations qu'ils présentent quant au développement de leur appareil pigmentaire, même dans un seul individu, fourniraient un bon matériel à qui voudrait faire l'étude de l'élaboration, de la distribution et du régime du pigment chez un Péridinien.

Les noyaux. Formes. — C'est certes la structure du système nucléaire du trophocyte qui est le caractère de beaucoup le plus remarquable de la cytologie des *Blastodinium*. On la connaît déjà dans ses grandes lignes : on sait qu'un trophocyte est une cellule dont la structure s'est fixée au stade de la télophase caryodiérétique. On connaît les rapports des centres avec la masse nucléaire, et la pénétration au sein de celle-ci de dendrites cytoplasmiques.

C'est tout ce complexe au repos d'abord, puis en kinèse, que nous allons analyser maintenant.

Reconstituée d'après une série de coupes, la forme du noyau proprement dit, comprenant seulement la masse de nucléine et les plasmodendrites qui la pénètrent, a la forme d'une pomme dont le pôle pédon-

culaire ne serait point ombiliqué en son centre, mais simplement aplati. C'est ce pôle qui, dans le noyau, regarde l'équateur du trophocyte. Le pôle opposé est au contraire fortement ombiliqué, et contient dans sa dépression le centre kinétique. Partout ailleurs que dans cette dépression la limite du noyau et du cytoplasme est fort nette. Elle est même le plus souvent accentuée par une condensation du cytoplasme périnucléaire qui atteint là une densité beaucoup plus élevée qu'en tout autre point de la cellule. Dans l'ombilic polaire, cette condensation n'existe pas.

Plasmodendrites intranucléaires. Signification morphologique et physiologique. — C'est dans l'ombilic polaire que le bouquet des plasmodendrites s'épanouit dans le noyau.

La richesse de la ramification est très variable. Il peut y avoir seulement quelques branches presque rectilignes qui divergent sans se ramifier. Dans d'autres cas c'est un touffu de fines ramifications, si fines qu'il est difficile de les suivre dans la masse nucléaire. Quels que soient leur importance et leur état de division, les plasmodendrites ont tous, une direction générale antéro-postérieure, légèrement divergente à partir de l'ombilic polaire, et toujours ils viennent se terminer et se fusionner séparément dans le cytoplasme périnucléaire de la face équatoriale du noyau. Ils traversent donc ce dernier de part en part. Je ne puis cependant pas affirmer qu'il n'y en ait point qui se terminent librement dans la masse nucléaire. Ces plasmodendrites ont exactement la texture et les affinités chromatiques du cytoplasme périnucléaire.

Au point de vue morphologique ces plasmodendrites représentent, nous le verrons, des fibres fusoriales résiduelles qui seraient tendues d'un pôle à l'autre, d'une sphère à l'autre du trophocyte, si l'épaisse lame de cytoplasme équatorial n'en avait point, s'insinuant entre les deux noyaux, rompu la continuité. Mais leur persistance à l'état de repos, repos qui va, nous le savons, se prolongeant au delà de vingt-quatre heures, ne peut s'expliquer que par une nécessité physiologique, conséquence du volume considérable et de la compacité de la masse nucléaire.

L'insuffisance de la surface d'échanges entre le noyau et le cytoplasme, est compensée ici par l'infiltration du cytoplasme dans le noyau qui réalise au sein de celui-ci une véritable conduction trophique, d'autant plus nécessaire que la masse est plus compacte. Chez *B. Pruvoti* où la substance nucléaire est normalement plus fragmentée, les plasmodendrites sont moins nombreux que chez *B. spinulosum* ou chez *B. crassum*, où ils atteignent leur développement maximum. Cette conduction

plasmatique intranucléaire dont il n'existe point, à ma connaissance, d'exemple dans la cytologie générale, relève cependant d'un ordre de faits bien connus sur lequel nous reviendrons à la fin de ce mémoire. Elle est un trait tout à fait saillant de l'organisation des *Blastodinium*. Mais elle n'est pas le seul.

STRUCTURE DE LA MASSE NUCLÉAIRE. SON ACIDOPHILIE. — Ce qui frappe à l'examen d'une coupe, le plus superficiel, c'est la structure compacte, homogène, et le défaut de chromaticité de la masse nucléaire. Rien ne ressemble moins à ce que l'on a l'habitude de comprendre sous le nom de chromatine que la substance dans laquelle s'épanouissent les plasmodendrites. Chez *B. spinulosum, B. crassum, B. contortum* à l'état de repos, cette masse est formée par d'épais cordons disposés parallèlement à la direction des plasmodendrites et logés entre eux. L'aspect de la substance qui les constitue est celui d'un caséum. On n'y voit aucune différenciation (fig. 105, 114, 127).

Cette substance, qui, nous l'avons vu, se colore au vert de méthyle acétique, et dont la nature nucléinique n'est donc pas douteuse, se montre sur les coupes moins basophile que le cytoplasme. Dans les préparations colorées au fer, elle le conserve moins que le cytoplasme. Elle retient mieux par contre l'éosine ou le vert lumière que l'on superpose à la laque ferrique. Et si l'on fait la double coloration de Prenant, le noyau retient du vert, qui lui donne une teinte lilas pâle, tandis que le cytoplasme ne prend que du rose. Le Mann ne donne aucune différenciation marquée.

Chez *B. Pruvoti* la colorabilité est la même mais la structure est un peu différente. Les cordons longitudinaux sont plus nombreux et plus étroits, mieux individualisés, nettement séparés les uns des autres. Ils sont noueux ou moniliformes, comme segmentés. Ils constituent en quelque sorte de très gros chromosomes composés de chromomères. Et il en résulte pour le noyau tout entier un aspect moins déconcertant que chez les espèces précédentes (fig. 122).

Chez celle-ci la structure propre à *B. Pruvoti* apparaît aussi, mais seulement lorsque le noyau se prépare à se diviser. La fig. 108 montre un noyau de *B. spinulosum* dans lequel les gros cordons homogènes se sont décomposés en une série de filaments plus ou moins parallèles, plus fins que ceux de *B. Pruvoti*, mais comme eux présentant une série de nœuds plus colorables.

La faible chromaticité, ou même l'acidophilie du noyau est chose exceptionnelle, mais cependant bien connue. Chez les Protistes nous

en trouvons exemple dans le micronucleus des Ciliés. Chez les *Aggregata*, Léger et Duboscq (1909) ont montré qu'il existait dans le noyau du schizonte mûr, un spirême achromatique. C'est le cas pour le noyau de la plupart des ovocytes. Là, comme chez les *Aggregata*, la substance basophile est condensée sur des nucléoles qui, au cours de la sporogénèse ou du développement, la céderont progressivement aux chromosomes.

Nucléoles basophiles. — Dans tous les noyaux trophocytaires il existe de grosses masses de forme irrégulière, compactes et très basophiles. Ce sont les seuls éléme ts vraiment basophiles du noyau. Ils restent toujours très colorés par le fer, et les couleurs d'aniline basiques. Au Mann, ils prennent énergiquement et exclusivement le rose, comme tous les nucléoles ou caryosomes. Disons dès maintenant qu'ils disparaissent progressivement au cours des divisions sporogénétiques, tandis qu'augmente parallèlement la basophilie de la nucléine des chromosomes. Ils sont une réserve de la substance basophile.

Lorsqu'on peut reconnaître leur situation avec précision, on voit qu'ils sont situés le long des plasmodendrites et probablement même à leur intérieur.

Centrosomes. Archoplasme. — Ce n'est pas non plus le caractère le moins important de la structure du trophocyte des *Blastodinium* que l'important développement de leurs centres kinétiques.

Dans le noyau au repos, le centre est logé dans l'ombilic polaire. Sa structure qui est complexe se présente assez variable selon les espèces et selon que la division est plus ou moins proche.

Il se compose fondamentalement du centrosome et de l'archoplasme.

L'aire archoplasmique généralement très étendue et souvent bien différenciée du reste du cytoplasme fournit avec le noyau l'aspect d'une grenade dont elle serait la flamme.

C'est chez *B. crassum* que les centres atteignent leur état de différenciation le plus complet (fig. 114-117).

Le centrosome y est représenté par un corps de structure complexe dans lequel on distingue une zone médullaire centrale, granuleuse ou floconneuse et une zone périphérique plus ou moins épaisse, homogène et à surface souvent mamelonnée : c'est la zone corticale. L'une et l'autre sont achromatiques. Tout au plus la zone médullaire présente-t-elle à sa périphérie une condensation basophile. Le ou les granules sidérophiles qui peuvent se trouver en son centre, en nombre d'ailleurs quelconque, ne se présentent, ni ne fonctionnent comme des centrioles.

La zone corticale est tout à fait homogène. Son épaisseur est très variable Sa face externe porte généralement une série de grains ou de flocons semblables à ceux qui constituent la zone médullaire.

Il semble que la zone corticale soit un produit de la zone médullaire, une sécrétion à la surface de laquelle seraient entraînés, chaque fois qu'elle se renouvelle, quelques-uns des grains qui constituent la zone corticale.

Il y aurait là quelque chose de comparable à ces « phénomènes cycliques » que VEYDOWSKY et MRÄZEK (1903) ont constaté dans le centrosome des œufs de *Rhynchelmis*, et à ceux que HARTMANN (1908) a observé dans le karyosome du centronucleus des *Löschia* (= *Entamœba*) *tetragena* (HARTMANN 1908).

Le centrosome est lui-même entouré d'une aire archoplasmique plus ou moins étendue. L'archoplasme se différencie du cytoplasme par une basophilie un peu plus accentuée, une structure homogène et souvent striée radiairement, l'absence d'inclusions et de vacuoles. Souvent, il s'en sépare par une frontière très nette. Mais d'autres fois, cette frontière est imprécise. Ce n'est pas qu'il y ait passage insensible de l'archoplasme au cytoplasme. Mais l'archoplasme, au lieu de former une masse indécise, se fragmente à la périphérie en une infinité de petites enclaves libres dans le cytoplasme et qui deviennent d'autant plus rares qu'on s'éloigne plus du centre. Ces enclaves ont une orientation radiaire. Ces différents aspects correspondent à des degrés divers de fluidité et de miscibilité des deux substances cytoplasmique et archoplasmique.

De même, les rapports de l'archoplasme avec le noyau et les plasmodendrites sont assez variables. Lorsque la zone archoplasmique est bien délimitée, elle ne semble pas être au contact du noyau. Une mince zone de cytoplasme plus ou moins condensé l'en sépare et dans ce cas les plasmodendrites sont exclusivement de constitution cytoplasmique. Mais lorsque la zone d'archoplasme est diffuse à la périphérie, ses prolongements et ses enclaves s'engagent dans les plasmodendrites.

Archoplasme et centrosome ne sont d'ailleurs pas des formations ayant chez les *Blastodinium* une constante individualité.

Ainsi, chez *B. Pruvoti*, où l'archoplasme est cependant le plus souvent bien développé, le centrosome est fort mal individualisé. Il n'est représenté que par des granules plus ou moins régulièrement ordonnés en cercle et qui me paraissent correspondre aux granules que l'on trouve chez *B. crassum* à la surface de la zone corticale.

J'ai donné (fig. 123) l'image d'un centre de *B. Pruvoti*, qui me

paraît particulièrement instructive, et qui n'est d'ailleurs point une exception. Elle montre bien les rapports du centre avec les nucléoles basophiles et les plasmodendrites. On y voit dans une zone archoplasmique claire, limitée avec beaucoup de précision, une couronne de globes aussi chromatophiles que le cytoplasme, eux-mêmes réunis par une sorte de gangue finement granuleuse dessinant un cercle dans l'archoplasme. Cette gangue granuleuse représente certainement un centrosome diffus. Les grains qui y sont situés équivalent à ceux que nous connaissons dans la zone médullaire et à la surface de la zone corticale dans le centrosome de *B. crassum*. Certains de ces grains sont nettement plus sidérophiles que les autres, et parmi eux se trouve une grosse masse irrégulière très sidérophile, contenue elle aussi dans la gangue circulaire, et qui se présente exactement comme les nucléoles basophiles du noyau. Son identité avec ceux-ci fait d'autant moins de doute, qu'elle semble avoir été en continuité de substance avec le nucléole intranucléaire situé le long d'un des plasmodendrites. Entre les petits globes sidérophiles centrosomiens et les gros nucléoles basophiles, il n'y a que des différences de masse, d'où relèvent les différences de colorabilité, les gros éléments se décolorant moins vite et moins complètement que les petits.

Ainsi c'est bien plutôt au système kinétique qu'à la masse chromatique elle-même qu'il faudra attribuer, dans l'interprétation du système nucléaire des *Blastodinium*, les nucléoles chromatiques.

Chez *B. spinulosum*, l'archoplasme est mal délimité par rapport au cytoplasme. Le centrosome, quelquefois très condensé, n'est le plus souvent marqué que par le point de convergence des stries archoplasmiques.

Toutes ces variations correspondent à des états physiologiques qu'il était impossible d'analyser par nos moyens. Elles ont été observées chez des parasites fixés en même temps par le même réactif. Les divers réactifs (Sublimé, Flemming, Bouin) produisent d'ailleurs des images tout à fait comparables.

Défaut de polarité cytologique. — Connaissant les destinées si différentes des deux moitiés du trophocyte, on s'attend à en trouver, en quelque sorte, l'annonce dans une différenciation structurale des deux énergides qui le constituent. Il n'en est rien. Cytoplasme, noyau, centre, tout est rigoureusement semblable dans l'énergide antérieur et dans l'énergide postérieur. Dans cette cellule, polarisée morphologiquement et génétiquement, il n'y a pas de polarité cytologique, et cela même chez les espèces comme *B. crassum* ou *B. contortum*, où la scissiparité binaire

n'existe pas, où les divisions du trophocyte ne donnent jamais naissance qu'à des cellules hétérodynames.

Divisions. — Je n'ai pu suivre ces divisions sur matériel fixé que chez *B. Pruvoti* (fig. 122-126). C'est aussi chez cette espèce que je les ai suivies le plus complètement sur le vivant. Mais il manque encore à cette étude la connaissance de plusieurs stades. Et c'est surtout chez *B. crassum* qu'il y aurait intérêt à la suivre, pour se rendre compte de la façon de se comporter des centrosomes, qui, je le rappelle, n'existent qu'à l'état diffus chez *B. Pruvoti.*

Le noyau près de se diviser ne diffère pas sensiblement du noyau au repos, dans lequel les cordons avec leurs segments sont déjà bien individualisés.

Le début de la division est marqué par la scission des centres. Ceux-ci ont d'ailleurs perdu leur structure complexe. Il semble que l'archoplasme étalé dans le cytoplasme comme une amibe à pseudopodes radiés se soit, à la division, condensé en une sphère d'apparence homogène tranchant par son aspect clair sur le fond granuleux et chromatique du cytoplasme. Il est probable, d'ailleurs, que la cause physique de la contraction archoplasmique est de même nature que celle qui détermine la mise en boule des amibes au moment où celles-ci entrent en division.

Cette contraction du centre de division a une autre conséquence : la rétraction complète des plasmodendrites. Les plasmodendrites nous apparaisent bien ainsi comme étant sous la dépendance étroite des centres kinétiques.

La structure du noyau, centres contractés et plasmodendrites rétractés est en réalité la structure du noyau des *Blastodinium* qui correspond à la structure normale de tout autre noyau au repos. C'est le stade qui succède à la télophase, ou toute trace du fuseau a disparu, où la polarité même du noyau s'est en partie effacée.

Les centres, en se scindant, se déplacent. Ils sont attirés vers l'équateur du trophocyte en contournant le noyau. La force qui détermine la course d'une des moitiés du centre vers l'équateur du noyau est supérieure à celle qui devrait retenir l'autre moitié au pôle. Et ce n'est qu'après avoir suivi le mouvement de la première sur la moitié de son trajet que la seconde reviendra à sa position initiale. Les cordons chromatiques, maintenant particulièrement bien individualisés, sont fortement enchevêtrés, simulant un spirème. Mais ils sont néanmoins tous plus ou moins nettement orientés vers les centres.

Ceux-ci en s'éloignant forment un robuste fuseau où se différenciera ensuite une fibrillation. Ce fuseau est d'abord tendu à la surface du noyau, extérieurement à lui, mais bientôt il en déprimera la surface et s'y enfoncera comme s'enfoncerait une corde tendue sur une motte de beurre ou sur un bloc de glace. Les deux lèvres du sillon ainsi produit vont se rejoindre et entourer complètement le fuseau qui sera en définitive dans l'axe du noyau. Les tronçons du pseudo-spirème, que nous appellerons simplement les chromosomes, s'orienteront parallèlement aux fibres du fuseau. A un stade plus avancé, ils s'insinueront entre ces fibres devenues consistantes, et dissocieront le fuseau d'abord compact en une gerbe de fibrilles, qui deviendront le squelette, l'axe, ou tout au moins la trace des plasmodendrites. Ces fibrilles sont tendues entre les deux centres qui sont logés dans deux enclaves polaires du noyau. Celui-ci sera bientôt étranglé à son équateur par une série de lames cytoplasmiques qui se confondront en une seule pour former la cloison cytoplasmique équatoriale. Le noyau est revenu en télophase, et s'il s'agit du noyau antérieur du trophocyte, il demeurera à cet état jusqu'à la fin de la période sporogénétique. S'il s'agit du noyau postérieur, une scission cytoplasmique se produira dans la lame équatoriale séparant les deux noyaux fils. Mais avant que cette scission soit achevée, le centre de chacun de ces noyaux se sera déjà divisé et deux nouvelles mitoses s'effectueront suivant le mode que nous venons de décrire dans chacune des cellules-filles. On voit que les images fournies par les coupes corroborent tout ce que nous a fait voir l'examen *in vivo*.

Chez les autres espèces, les phénomènes cytologiques de la division sont tout à fait identiques à ce que nous a montré *B. Pruvoti*. Chez *B. spinulosum* et chez *B. crassum*, la division s'annonce avant toute activité cinétique par la différenciation dans la masse homogène du noyau de filaments correspondant aux cordons du noyau de *B. Pruvoti*, mais beaucoup plus ténus. Ils présentent également une structure alternée, d'éléments clairs et sombres. Cette différenciation s'accompagne d'une augmentation de chromaticité localisée précisément sur les chromomères sombres des filaments.

II. Les Sporocytes.

Différenciation de la structure des sporocytes a partir de celle du trophocyte. Retour a la structure péridinienne normale. — Lorsqu'on examine une coupe de *B. spinulosum* ou de *B. crassum*,

fixés aux stades moyens de la sporogénèse, ayant par conséquent 16 ou 32 sporocytes, on est frappé du contraste qui existe entre les noyaux de ces éléments et les noyaux du trophocyte, contraste qui est dû surtout à l'individualisation des chromosomes et à leur énergique basophilie dans les sporocytes (fig. 105 et 114). Si, au contraire, on examine des coupes de *B. Pruvoti* ou de *B. contortum*, on voit que les sporocytes des feuillets successifs offrent à partir du trophocyte tous les degrés dans l'individualisation des chromosomes et leur basophilie (fig. 122 et 127). Chez *B. spinulosum* et *B. crassum*, cette transition de l'une à l'autre structure nucléaire peut s'observer aux premiers stades de la sporogénèse. Dans l'ensemble des *Blastodinium*, la différenciation de la structure du sporocyte qui n'est autre chose que le retour à la structure péridinienne normale, s'effectue parallèlement à la maturation de cet élément. Suivons cette différenciation chez une forme monoblastique comme *B. spinulosum* et chez une forme polyblastique comme *B. Pruvoti*.

Nous connaissons les modifications que subissent chez *B. spinulosum* les noyaux du trophocyte près de se diviser. Je n'ai pas eu de coupes montrant cette division ni celle du gonocyte en train de s'effectuer. Mais j'ai eu des images de la division et du noyau au repos dans les sporocytes de stades I-2 et I-4. Les cordons nucléaires ont continué de se charger de chromatine, probablement aux dépens des nucléoles chromatiques. Leur structure segmentée s'est effacée. Ils forment de longs et très nombreux et très fins filaments sidérophiles groupés en un écheveau allongé dans la cellule. Toute trace de condensation cytoplasmique autour de ce noyau a disparu. Les filaments, disons maintenant les chromosomes, sont à même le cytoplasme. Aux pôles de cet écheveau on peut observer des auréoles claires, qui correspondent aux centres. Mais il n'y a plus de centrosomes ni d'archoplasme différenciés, ni de plasmodendrites. A ce stade, il se trouve encore parmi eux des nucléoles chromatiques qui ne tarderont pas à disparaître. Leur substance est certainement employée à accroître la charge chromatique des chromosomes, charge qui augmente au fur et à mesure que les divisions se poursuivent. A chaque division, les chromosomes se scindent en leur milieu.

Dans les sporocytes, les centres ne sont généralement plus visibles. Cependant, il arrive que leur fuseau se voie parfois très nettement, surtout chez *B. crassum*. Ceci se produit lorsque les plans des divisions successives deviennent perpendiculaires les uns aux autres. On

voit alors le fuseau tendu perpendiculairement à la direction des chromosomes qui est celle de la mitose qui vient de s'effectuer. Les divisions se succèdent si rapidement que parfois ces chromosomes ne sont pas encore scindés que déjà les centres ont effectué leur rotation de 90°.

Dans les derniers sporocytes, les noyaux se sont nettement condensés. Les chromosomes se sont raccourcis et épaissis. Ils ont la forme de bacilles disposés parallèlement côte à côte, très près les uns des autres. Leur basophilie est maintenant très intense ; par contre, les nucléoles chromatiques ont complètement disparu. Coupés transversalement, c'est-à-dire perpendiculairement à l'axe des chromosomes, ces noyaux se présentent comme des plaques formées de grains juxtaposés. Ces plaques sont toutes comme percées de trous au nombre de un, deux ou trois qui me paraissent correspondre à des sortes de piliers cytoplasmiques traversant le noyau de part en part dans le sens de sa longueur, et qui sont par conséquent les équivalents des plasmodendrites des noyaux du trophocyte. Bien qu'à ces stades, le noyau soit très condensé, il n'y a pas de membrane nucléaire. A peine peut-on distinguer autour de lui une faible condensation du cytoplasme.

Chez *B. Pruvoti* et *B. contortum*, la marche des divisions nucléaires et l'acquisition de la structure que nous venons de décrire, s'effectuent exactement comme chez les deux espèces étudiées précédemment. Mais le passage de la structure nucléaire du trophocyte à la structure des derniers sporocytes se fait d'une manière plus progressive.

Ainsi chez une forme triblastique de *B. Pruvoti,* les sporocytes III, au nombre de 8 par exemple qui montrent encore nettement des centres, ont une structure beaucoup plus semblable à celle du trophocyte que ne l'est la structure des deux, ou des quatre premiers sporocytes de *B. spinulosum.* Ce sont les sporocytes II qui correspondraient à ces derniers. On y voit encore un ou deux, parfois trois nucléoles chromatiques, disposés à la périphérie du noyau.

Ce sont seulement les sporocytes I qui présentent le noyau condensé des sporocytes de *B. spinulosum* au stade I-32 et avec disparition totale des nucléoles basophiles. Il en est de même chez *B. contortum,* où le contraste entre les feuillets sporogénétiques est d'autant plus ménagé que ceux-ci sont plus nombreux.

Conditions d'existence et parasitisme des Blastodinium

Sommaire

A l'état où nous les connaissons, les *Blastodinium* vivent aux dépens des Copépodes qui les hébergent. S'il est aisé d'en faire la preuve en montrant le préjudice qu'ils causent à leurs hôtes, il est plus difficile d'élucider le mécanisme de leur nocivité, c'est-à-dire le mécanisme même de leur nutrition. La connaissance préalable du préjudice nous y aidera. C'est pourquoi nous l'exposerons tout d'abord, contrairement à l'ordre qu'implique le titre de ce chapitre.

I. Action sur l'hote.

Castration parasitaire. — Il est d'abord une conséquence tout à fait générale pour le Copépode, de son infestation par un *Blastodinium*, quelle que soit l'espèce de l'hôte ou du parasite : la castration parasitaire. Chez aucun individu parasité la glande génitale n'arrive à maturité, chez aucun, les conduits évacuateurs des produits sexuels ne se développent. Chez les Copépodes à l'avant-dernier stade et au dernier stade, la gonade est encore à l'état où on la trouve chez les larves indemnes, à 2 et 3 pléonites, c'est-à-dire réduite à une ébauche qui ne s'étend pas au delà des limites des 2ème et 3ème segments thoraciques, mais où quelquefois le sexe des gonies est cependant reconnaissable. Il arrive souvent aussi qu'elle fasse complètement défaut.

Mais contrairement à ce que l'on aurait pu présumer, étant donnée la précocité de l'infestation, qui précède la période de différenciation de l'ébauche génitale, et qui précède aussi les trois mues successives qui séparent la larve à 2 pléonites de l'adulte, la castration n'a aucun retentissement sur la morphologie de l'hôte, même point sur la structure de

la cinquième paire qui diffère notablement, comme l'on sait, chez le mâle et chez la femelle et qui n'apparaît qu'au stade à 3 pléonites.

Inhibition de la dernière mue chez le male. — Mais il semble qu'elle arrête par contre le développement complet du mâle en inhibant la dernière mue, celle qui sépare le stade à 4, du stade à 5 pléonites, et qui s'accompagne de très importants remaniements morphologiques (structure du 5e périopode gauche qui se complète à 4 articles, écartement des branches de la furca, multiplication des soies sensorielles sur les antennules) et anatomiques (prolifération musculaire et régression partielle du tube digestif), dont l'ensemble constitue une véritable métamorphose qui relève des phénomènes généraux d'épitoquie[1]. Je n'ai jamais rencontré de semblables mâles parasités. On conçoit qu'un Copépode épuisé par son parasite à tel point qu'il ne peut développer sa glande génitale, ne puisse, à plus forte raison, pourvoir aux frais d'énergie que nécessite une refonte complète de son organisation. Mais en somme la castration parasitaire des Copépodes pélagiques par les *Blastodinium*, n'aboutit à rien de comparable à cette persistance des caractères embryonnaires que Herrick 1884 a constatée chez les *Cyclops* infestés de larves de Distomes.

La castration est du mode indirect. L'examen des Copépodes parasités par de nombreux et volumineux parasites, comme par exemple les grosses formes de *B. contortum*, qui dilatent le tube digestif au point que la cavité générale est réduite à un espace virtuel, pourrait de prime abord suggérer l'idée que la castration est seulement le fait de la compression de l'ébauche génitale. S'il en était ainsi, elle serait bien plutôt du mode direct.

Mais l'observation de parasites moins développés montre que ceux-ci ne peuvent agir mécaniquement sur la glande génitale. Ceci est particulièrement évident pour les formes bien tordues de *B. contortum* qui sont orientées dans le tube digestif, de telle façon qu'elles évitent par leur torsion la région génitale (fig. lxxix, lxxxiv, lxxxv).

Abaissement de la taille maxima. — Un autre effet du parasitisme des *Blastodinium* chez les Copépodes, qui n'apparaît pas à première vue, mais qui me paraît ressortir de ma statistique, est l'abaissement de la taille maxima chez les Copépodes parasités. Je n'ai sur ce point de documents suffisants que pour *Paracalanus parvus*. Le nombre des autres

1. Je reviendrai à cette intéressante question dans un mémoire ultérieur.

Copépodes relevés dans la statistique est trop faible pour permettre d'en tirer des indications sérieuses.

Giesbrecht (1892) indique comme limites de la longueur du céphalothorax pour la femelle adulte de *Paracalanus parvus* 600 μ et 720 μ et pour le mâle 650 μ et 720 μ. Or ma statistique ne fait mention, sur près de 400 Copépodes de cette espèce mensurés, d'aucun individu dont le céphalothorax excédait 650 μ.

J'ajouterai, seulement à titre d'indication, que chez *Clausocalanus arcuicornis* ♀ dont le céphalothorax varie de 850 à 1200 μ de long d'après Giesbrecht, je n'ai jamais rencontré d'individus dont le céphalothorax excédait 1000 μ.

II. Nutrition du parasite.

Parasitisme chylifique inanitiant. — Castration parasitaire et tendance au nanisme chez les hôtes des *Blastodinium* suffisent à prouver que le Péridinien vit aux dépens du Copépode. Mais il ne peut tirer de l'organisme même de ce dernier les éléments de sa nutrition, car aucun appareil absorbant ne le met en relation directe avec lui. Il n'y a même pas contact intime et permanent entre le *Blastodinium* et l'épithélium intestinal de l'hôte. C'est donc uniquement du mélange de substances ingérées et des sucs sécrétés par le Copépode que le Péridinien tire ses nutriments. Peut-être les sucs digestifs de l'hôte n'interviennent-ils dans la nutrition du *Blastodinium* qu'en solubilisant les substances ingérées. Et il n'est pas certain même que la simple division mécanique, par le coxopodite masticateur, des corps qu'ingurgite le Crustacé, qui sont surtout des algues microscopiques, ne suffise pas, en provoquant la diffusion de leurs substances, à les rendre immédiatement absorbables par le Péridinien. La polarité même, polarité morphologique et dynamique, de la cellule initiale, indique que les échanges nutritifs ne se font pas à tous ses niveaux avec une égale intensité. Et c'est, semble-t-il, au pôle antérieur qui est le pôle végétatif du parasite, que ces échanges sont le plus actifs. Ce pôle, surtout chez les formes un peu volumineuses, est toujours bien antérieur à la région zymogène de l'intestin. Mais ceci n'implique nullement que les ferments ne puissent l'atteindre. Ce qui me paraît certain, c'est que la région antérieure du tube digestif est celle d'où le parasite tire la majeure partie de ses nutriments. Une comparaison des *Blastodinium* avec les *Apodinium* et les *Haplozoon* est d'ailleurs très instructive à cet égard. La cellule initiale des premiers, qui est l'homologue morphologique et dynamique des cellules proximale et céphalique des seconds,

en est aussi vraisemblablement l'homologue physiologique. Je dirai plus : dans tous ces cas, c'est la polarité trophique qui a déterminé la polarité dynamique, sinon la polarité morphologique. Je reviendrai sur cette importante question en traitant de la sporogénèse itérative à la fin de ce mémoire.

Quoi qu'il en soit, si le parasite emprunte quelque chose à son hôte, ce ne peut être qu'une part des substances que secrète l'épithélium intestinal, soit avant qu'elles aient agi sur les ingesta, soit plutôt après qu'elles les ont attaqués. Il détourne ainsi à son profit une bonne part des nutriments du Copépode. Il agit sur lui en l'inanitiant. Le parasitisme des *Blastodinium* est proprement un *parasitisme chylifique inanitiant.*

III. Le pigment assimilateur. Sa signification, son role et son régime.

Importance phylogénique. — Dans cet aperçu sur la nutrition des *Blastodinium,* il est un fait que nous ne devons pas négliger, bien que l'intérêt qui s'y attache soit plutôt d'ordre phylogénique que d'ordre physiologique. C'est l'existence chez eux d'un pigment assimilateur, xantho-chlorophyllien, que seuls, avec le *Schizodinium sparsum,* ils ont conservé, parmi tous les Péridiniens parasites.

On peut en effet affirmer, en toute certitude, croyons-nous, que l'existence de ce pigment est un caractère qui leur reste de leur existence libre, et qui témoigne d'une adaptation parasitaire encore peu prononcée. Outre les faits de notion courante qui nous imposent cette manière de voir et qu'il nous paraît superflu d'exposer ici, nous en trouvons dans notre connaissance même des Péridiniens parasites. De toutes les formes parasites, les *Blastodinium* et *Schizodinium sparsum,* c'est-à-dire celles qui ne prennent point contact immédiat avec l'hôte et ne tirent pas directement de sa substance les matériaux de leur nutrition, sont les seuls qui présentent encore un système pigmentaire plus ou moins développé. Celui-ci fait par contre complètement défaut chez les formes munies de rhizoïdes absorbants (*Oodinium, Apodinium, Haplozoon*) ou chez les formes parasites de la cavité générale ou du cytoplasme (*Syndinium Paradinium, Trypanodinium, Chytriodinium*). Dans le genre *Blastodinium* même, ce sont les formes qui par d'autres caractères apparaissent comme le plus éloignées du type originel, qui sont le plus complètement décolorées (*B. inornatum, B. Pruvoti, B. hyalinum*). Et dans l'ontogénie d'un même individu, les éléments les plus éloignés de la forme libre sont toujours

les moins pigmentés (dépigmentation du trophocyte et des feuillets centraux chez les formes polyblastiques).

Role actuel du pigment. Nutrition holophytique facultative. — Mais tout en considérant le pigment des *Blastodinium* comme un vestige historique, nous devons nous demander s'il ne joue plus aucun rôle actuel. La question ne peut se traiter, dans l'état de nos connaissances, que par déductions, toute base expérimentale nous faisant défaut.

Il est un fait certain : chez toutes les espèces de *Blastodinium*, il y a des individus qui non seulement ne possèdent pas de pigment, mais qui n'ont même plus le substratum de ce pigment, le réseau chromoplastique. Bien plus, il semble, tant d'après mes observations personnelles, que d'après celle d'Apstein (**1911**, v. p. 200) dans la mer du Nord, que l'une des formes du genre : *B. hyalinum*, soit toujours complètement incolore. Le pigment n'est donc pas indispensable à la vie des *Blastodinium*.

Peut-on conclure de là que, lorsqu'il existe, le pigment n'est plus fonctionnel ? Je ne le pense pas. J'ai insisté dans l'étude des espèces sur la relation qu'il y avait entre la charge pigmentaire des individus et leur charge en inclusions ternaires, et sur la répartition semblable dans le corps cellulaire des unes et des autres. Sur les coupes d'individus fixés aux liquides osmiques, nous avons retrouvé les globes de graisses dans les mailles du réseau chromoplastique. On ne peut donc guère mettre en doute que le pigment fonctionne chez les *Blastodinium*, comme il fonctionne chez tous les Péridiniens libres à nutrition holophytique. Mais il n'est pas pour ceux-là comme pour ceux-ci nécessité vitale.

Hypothèses relatives au déterminisme des variations de la charge pigmentaire. — A quelles causes peut-on attribuer les variations si considérables que l'on constate chez une même espèce dans la charge pigmentaire ? Là encore nous en sommes réduits à des conjectures.

Il faut envisager non seulement le cas des espèces (*B. spinulosum*, *B. crassum*, *B. Mangini*, *B. navicula*, *B. elongatum*), où les individus se dépigmentent également dans toute leur étendue, mais encore celui des espèces, où la dépigmentation se fait d'une manière inégale dans les diverses régions d'un même parasite. Il s'agit ici surtout des formes polyblastiques de *B. Pruvoti*, *B. oviforme* et *B. contortum*. Rappelons que la dépigmentation s'y produit d'avant en arrière et du centre vers la périphérie.

Parmi les hypothèses que l'on peut formuler pour tenter d'expliquer ces variations de la pigmentation, nous considérerons comme les plus plau-

sibles celles qui conviendront à la fois aux deux cas que nous venons de distinguer.

1° LE FACTEUR HÉRÉDITÉ. — Le degré de pigmentation est un caractère héréditaire dont les variations ne sont sensibles qu'à travers toute une série de générations. Les formes pigmentées à des degrés variés appartiennent à autant de races dont l'adaptation au parasitisme est plus ou moins accusée.

Remarquons de suite que cette hypothèse ne peut expliquer le mécanisme de la variation de la charge pigmentaire, et donne au contraire celle-ci comme indépendante dans une certaine mesure des conditions qu'offrent au parasite l'hôte (chimisme intestinal) et le milieu où vit ce dernier (éclairement).

Faisant appel à l'hérédité, elle ne peut que nous écarter de la recherche des causes de la variation et que nous conduire à la notion de la fixation de ces variations. Et c'est à ce seul titre que nous la retiendrons. Nous pensons que l'hérédité a joué un rôle dans la différenciation de formes décolorées, telles que *B. inornatum*, ou *B. hyalinum*, à partir de leurs formes souches : *B. crassum* et *B. contortum*. Mais ce rôle est d'autant plus difficile à préciser que nous ne savons rien de la sexualité chez les *Blastodinium*. J'admettrais volontiers que la fécondation ne peut se faire entre dinospores ou gamètes très inégalement pigmentés, dont le mode de nutrition et par conséquent le mode de conservation, et la durée de résistance dans le milieu extérieur doivent être très différents.

2° LES FACTEURS BATHYMÉTRIQUE ET PHOTOCHIMIQUE. — Le degré de pigmentation est en relation avec la profondeur à laquelle vivent les Copépodes, c'est-à-dire avec l'intensité d'éclairement du milieu. Les Copépodes à *Blastodinium* dépigmentés sont des individus récemment émigrés de la profondeur vers la surface.

C'est cette hypothèse qui tout d'abord m'avait séduit. Il était en effet naturel de penser que chez des Copépodes ayant séjourné pendant plusieurs jours dans la zone obscure au-dessous de 200 mètres, ou dans la zone demi-obscure, les *Blastodinium* avaient pu se décolorer.

Le moyen le plus propre à contrôler cette hypothèse eût été de faire deux séries de pêches, les unes en surface et les autres en profondeur et d'établir pour les *Blastodinium* qui pouvaient s'y trouver, l'indice de pigmentation. Ce procédé qui vaudrait d'être essayé dans une station comme Villefranche, où de grands fonds avoisinent immédiatement la côte,

n'a pu être mis en pratique à Banyuls, à cause de l'étendue du plateau continental (v. p. 14). Et pour que l'on pût prendre en considération les résultats fournis, il eût fallu qu'ils portassent sur de nombreux individus, afin d'annuler l'erreur due au mélange des faunes superficielles et profondes, et à la lenteur probable de la dépigmentation.

J'ai déjà dit que, dans les quelques pêches que j'ai faites moi-même entre 30 et 50 mètres, aussi bien que dans celles qui ont été effectuées à bord du *Roland* durant la campagne bathypélagique de 1909, par 800-900 mètres, au large du cap Creux et du cap Saint-Sébastien, mes espèces à *Blastodinium* n'étaient représentées que par de rares individus. Ils étaient à peu près absents des pêches bathypélagiques, et comme dans ces opérations, nous n'avions pas employé de filet à obturation, nous ne savions pas de quel niveau ils provenaient. En tous cas, le nombre même des Copépodes ainsi capturés n'était nullement en rapport avec le nombre des formes incolores que l'on pêche en surface.

J'ai donc tenté d'user de procédés d'enquête plus indirects.

J'ai voulu essayer de me faire une idée de la rapidité avec laquelle s'effectuait la dépigmentation en l'absence de lumière. J'ai placé des *Paracalanus* avec divers *Blastodinium* colorés (*B. crassum, B. spinulosum, B. contortum*) dans de petits cristallisoirs à l'abri de toute radiation lumineuse. L'expérience ne fut pas favorable à l'hypothèse. Chez ceux qui purent être conservés le plus longtemps, quatre-vingt-seize heures, la coloration n'a pas baissé, mais le réseau pigmentaire s'est rétracté et condensé par places, le cytoplasme lui-même s'étant vacuolisé. Il faut reconnaître que ce sont là des conditions d'expérimentation peu favorables.

Il ne semble pas d'ailleurs que l'étiolement se produise aussi rapidement chez les unicellulaires que chez les végétaux supérieurs. *Halophara viridis* est l'un des principaux constituants de la « Schattenflora » de Schimper, qui flotte entre 50 et 200 mètres. Elle y conserve sa chlorophylle, comme en pleine lumière.

Mais, somme toute, nous ne savons pas si un séjour prolongé des Copépodes à *Blastodinium* dans les eaux profondes ne peut pas entraîner dans une certaine mesure leur dépigmentation. Ce que nous pouvons dire c'est que ce n'est pas là le facteur unique, ni même le facteur essentiel de l'étiolement. Ce qui le prouve bien c'est le cas des formes à dépigmentation inégale, surtout de celles où la dépigmentation se produit d'avant en arrière, car dans le cas des formes à dépigmentation centripète l'on pour-

rait voir encore dans la répartition du pigment l'effet de l'éclairement : Le trophocyte et les feuillets qu'il produit, protégés contre les radiations lumineuses par l'écran que constituent les feuillets périphériques pigmentés, s'étioleraient. Un tel *Blastodinium* serait comparable à ce point de vue à ces feuilles où la chlorophylle n'existe que dans le parenchyme périphérique. Mais il faut reconnaître que l'écran fourni par les feuillets sporogénétiques superficiels paraît bien faible ; il est de plus presque toujours incomplet. Au surplus, nous verrons que la dépigmentation centrale est susceptible d'une autre interprétation.

3º Le facteur temps. La sénescence. — Le degré de pigmentation est fonction de l'âge du parasite. Les parasites dépigmentés sont ceux qui sont établis depuis longtemps chez leur hôte, où ils ont produit de nombreuses poussées sporogénétiques. La dépigmentation est un signe de sénescence.

En faveur de cette hypothèse on peut faire valoir : tout d'abord que la dégénérescence s'accompagne le plus souvent d'étiolement ; que les formes volumineuses sont plus souvent décolorées que les autres ; que les formes polyblastiques ont un indice de pigmentation plus faible que les formes monoblastiques et qu'enfin chez les formes polyblastiques, le trophocyte et les feuillets centraux sont toujours moins colorés que les feuillets périphériques. Ces trois derniers arguments sont d'ailleurs intimement liés les uns aux autres.

L'étiolement des formes sénescentes montrerait à lui seul que la charge pigmentaire peut varier avec l'âge du parasite. Mais que l'âge soit le facteur principal, qu'il soit même un facteur important de l'étiolement. nous ne le pensons pas. En voici une raison péremptoire : parmi les formes jeunes, parasites de Copépodes à deux ou trois pléonites, il y a à peu près autant de formes incolores que chez les *Blastodinium* de Copépodes adultes,

Quant aux différences notables que l'on relève dans la pigmentation entre les petites et les grosses espèces, entre les espèces monoblastiques et les espèces polyblastiques, entre les stades monoblastiques et polyblastiques d'une même espèce, et, chez ces derniers, entre les feuillets centraux et périphériques, elles peuvent être tout aussi bien le fait de conditions trophiques ou éthologiques, que le fait de l'âge du parasite. Le cas des parasites à dépigmentation centrale mérite d'être examiné avec quelque attention.

En présence du dégradé pigmentaire qu'offrent de la périphérie vers

le centre les formes polyblastiques, on peut être tenté de penser qu'au fur et à mesure que le parasite sporule, le pigment va se raréfiant parce qu'il s'accroît proportionnellement moins vite que le cytoplasme. Les cellules-filles du trophocyte, et celles des sporocytes contiennent moins de pigment que leur cellule-mère. Les cellules-mères successives en contiennent de moins en moins, et les différences vont s'accentuant encore entre les feuillets successifs, de sorte qu'au cours de son évolution, un *Blastodinium contortum* par exemple, entièrement pigmenté jusqu'aux stades triblastiques, passera par une série de stades à 4 et 5 feuillets, où les feuillets centraux seront décolorés et aboutira enfin à des stades ayant le même nombre ou un nombre supérieur de feuillets, tous incolores. Il est facile dans un petit nombre de pêches de trouver tous les individus nécessaires à la construction d'une semblable série. Mais rien ne peut actuellement prouver qu'une telle opération rende compte de ce qui se passe dans la nature.

Et chez les formes à décoloration centrale, l'on peut tout aussi bien attribuer la charge pigmentaire des feuillets périphériques à une production de pigment concomitante de la maturation des spores qu'à une raréfaction du pigment, conséquence du travail sporogénétique. Nous reviendrons à cette hypothèse un peu plus loin.

Pour l'instant, constatons que l'on ne peut mettre sur le compte de la sénescence le fait de la dépigmentation du pôle antérieur, fréquente chez *B. contortum* et *B. Pruvoti*. D'ailleurs aucune des hypothèses que nous avons émises jusqu'ici ne nous a permis d'interpréter ce fait. Nous ne le pourrons qu'en faisant intervenir le mode de nutrition du parasite considéré dans ses rapports avec la situation du *Blastodinium* dans l'estomac du Copépode.

4° Les facteurs d'ordre trophique. — Dans le paragraphe de ce chapitre que j'ai consacré à la nutrition des *Blastodinium*, j'ai émis l'idée que le travail d'absorption et d'assimilation se faisait surtout au niveau du pôle antérieur du trophocyte et que la polarisation génétique de la cellule initiale était, comme cela apparaît de la manière la plus évidente chez les formes à système absorbant, conséquence de cette activité trophique unipolaire.

Cette polarisation de la cellule initiale a aussi une expression physiologique qui est la dépigmentation fréquente du pôle antérieur. Et cette dépigmentation présente ceci de particulier, qu'elle ne se produit que chez les formes polyblastiques, et dans une même espèce chez celles de ces

formes qui sont le plus développées (*B. contortum*, *B. Pruvoti*, *B. oviforme*), c'est-à-dire chez celles dont la nutrition est la plus intense. Il est à remarquer que chez ces gros parasites qui dilatent et obstruent complètement le tube intestinal, la surface d'absorption est précisément réduite au pôle antérieur qui seul est au contact de la masse des ingesta. Il apparaît ainsi que la dépigmentation se produit là où le travail d'absorption est le plus actif, ceci chez le trophocyte aussi bien que dans le parenchyme des sporocytes.

Ce fait n'a d'ailleurs rien qui puisse étonner. C'est un phénomène tout à fait général que là où la nutrition saprophytique ou parasitaire, qui met à la portée de la cellule des produits organiques tout élaborés, se substitue à la nutrition holophytique, le pigment assimilateur agent d'une synthèse devenue superflue, disparaît. Chez un *Blastodinium contortum* volumineux, le pôle antérieur qui trouve à son contact d'abondants matériaux organiques vit en saprophyte et se décolore. Les régions médianes et postérieures, moins abondamment nourries, suppléent à l'insuffisance de l'aliment organique par la synthèse xantho-chlorophyllienne.

On ne manquera pas d'opposer à cette hypothèse le cas des formes à dépigmentation centrale. Si l'on tient pour vraisemblable que la nutrition organique a pour conséquence la dépigmentation, comment expliquer que ce soient précisément les éléments centraux, ceux que l'élément organique atteint le plus difficilement, qui sont décolorés ?

Nous pourrions d'abord répondre à l'objection en faisant appel aux deux hypothèses que nous avons déjà émises pour expliquer le fait de la dépigmentation centrale : l'étiolement dû, d'une part, à l'existence de l'écran pigmentaire périphérique et, d'autre part, à la sénescence. Ce sont là des facteurs purement actuels, qui peuvent n'être pas sans importance. Mais nous devons envisager aussi l'influence de l'hérédité qui, à la longue, fixe et additionne les effets subis par l'être au cours de son évolution.

Antagonisme de l'adaptation parasitaire et de l'hérédité. — Au point de vue de la forme, du mode de vie et du chimisme trophique, un *Blastodinium* peut être décomposé en deux tronçons qui se comportent vis-à-vis de l'hérédité comme deux organismes distincts : la forme parasite qui est le trophocyte et la forme libre qui est la dinospore.

Les effets de l'existence parasitaire s'exercent surtout sur le trophocyte ; la dinospore sans y échapper complètement y est soustraite pendant toute son existence libre. Primitivement, trophocyte et dinospore sont

pigmentés, mais le trophisme parasitaire du trophocyte entraîne sa décoloration, tandis que le mode d'existence libre de la dinospore tend à lui conserver son pigment. Chez le *Blastodinium*, tel qu'il se présente dans le tube digestif, avec son trophocyte et ses feuillets de sporocytes, on assiste à l'antagonisme du chimisme nouveau du trophocyte avec le chimisme ancestral de la dinospore, celui-là tendant à gagner sur celui-ci. Les sporocytes des feuillets centraux, récemment produits par le trophocyte se comportent comme ce dernier, mais au fur et à mesure qu'ils évoluent vers la forme libre, ils reviennent à la nutrition holophytique primitive et reforment leur pigment ou en accroissent la masse.

Il est des individus, et probablement des lignées d'individus, chez lesquels l'adaptation parasitaire a dépassé la phase d'antagonisme entre le régime libre et le régime parasite, où celui-ci est si bien établi que les dinospores issues d'un trophocyte complètement décoloré, privé du substratum même du pigment, n'ont plus les éléments nécessaires à son élaboration.

Il y a, au contraire, d'autres individus ou d'autres lignées qui, comptant derrière eux moins de générations parasites, ont encore conservé, même chez leur trophocyte, le pigment et le régime de l'ancêtre libre.

Cette hypothèse ne doit pas dans mon esprit éliminer toute influence des facteurs actuels. J'incline à penser que les formes dépigmentées appartenant à des espèces normalement très pigmentées, formes chez lesquels le réseau chromoplastique est bien développé, peuvent s'être étiolées sous l'influence d'un des facteurs actuels que nous avons examinés.

Par contre, on ne peut s'empêcher d'attribuer un rôle à l'hérédité dans la différenciation et la fixation de variétés ou d'espèces incolores, où la dépigmentation est liée d'une manière constante à d'autres caractères que la morphologie nous fait considérer comme adaptatifs (redressement du galbe chez *B. hyalinum*, disparition de la crête hélicoïdale chez *B. inornatum*, *B. oviforme*, *B. Pruvoti*). Rappelons encore que la dépigmentation est particulièrement accusée chez les espèces polyblastiques, qui, nous allons le montrer, doivent être considérées comme plus étroitement adaptées au parasitisme que les espèces monoblastiques.

IV. La reproduction.

Caractères, résultats immédiats et globaux de la scissiparité et de la sporogénèse. — La reproduction des *Blastodinium* comporte un mode existant chez toutes les espèces qui est la condition essentielle

de leur expansion à l'extérieur et par conséquent de leur persistance : la sporulation ; et un autre mode, moins général qui fait défaut chez un petit nombre d'espèces, les espèces dites solitaires (*B. crassum*, *B. contortum*) ou qui peut faire accidentellement défaut chez les espèces grégaires (*B. oviforme*, *B. Mangini*), mode qui n'est point une condition nécessaire d'existence de l'espèce, mais qui multiplie le nombre d'individus dans l'hôte et par conséquent aussi le nombre des dinospores mises en liberté : la scissiparité.

Quoiqu'en dernière analyse le résultat de la scissiparité soit une augmentation du nombre des dinospores, éléments d'expansion extérieure, les deux modes : sporulation et scissiparité, sont quant à leurs résultats immédiats, parfaitement distincts.

Jamais en effet la sporogénèse ne concourt à la multiplication du parasite dans l'hôte. Le sporocyte tel qu'il se présente à la rupture du feuillet externe est un élément immature qui n'acquiert sa forme et son équilibre parfaits qu'à l'extérieur, et ne peut en aucun des cas qui nous sont connus germer en un nouvel individu dans le tube digestif de l'hôte où il vient de se former.

Il est même permis de penser qu'une conjugaison entre ces dinospores est nécessaire et que seul le zygote qui en est issu est capable de se développer en un nouvel élément végétatif.

Inversement nous n'avons jamais vu la scissiparité produire d'éléments capables de quitter le canal intestinal du Copépode et de s'établir chez un nouvel hôte. Elle produit des individus déjà volumineux que l'hôte ne peut expulser, et qui sporulent chacun pour leur compte. Nous savons que c'est toujours à la multiplication scissipare d'un parasite initial unique que sont dus les groupes d'individus chez les espèces grégaires et que cette multiplication suit une marche sensiblement dichotomique, de telle sorte que tous les parasites sont à peu près au même degré de développement.

Equivalence œcologique et génétique du groupe d'espèce grégaire et de l'individu d'espèce solitaire. — Au point de vue morphologique, l'individu d'espèce grégaire est l'homologue de l'individu d'espèce solitaire. Mais au point de vue œcologique et génétique, c'est le groupe tout entier d'espèce grégaire qui est à comparer à l'unique individu d'espèce solitaire. Celui-ci vaut celui-là, tant par le parti qu'il tire de son hôte et l'action qu'il exerce sur lui, que par son pouvoir d'expansion à l'extérieur. A considérer l'ensemble des espèces du genre,

nous constatons en effet qu'il y a balancement d'une part entre le nombre des individus et leur volume, et entre leur nombre et leur rendement sporogénétique d'autre part.

Nous savons déjà que dans une même espèce le volume des individus varie en raison inverse de leur nombre. (V. *B. spinulosum*, p. 114 et 117, *B. crassum*, p. 133, *B. oviforme*, p. 139.) Ceci reste vrai lorsque l'on compare toutes choses égales d'ailleurs, les espèces les unes aux autres.

Chez *Paracalanus parvus*[1]

B. spinulosum $>^{\mathrm{X}}$	mesure au maximum			200 μ sur 30 μ.
B. crassum solitaire	—	—		300 μ sur 100 μ.
B. contortum solitaire	—	—		450 μ sur 120 μ.

Chez *Clausocalanus arcuicornis*

B. spinulosum $>^{\mathrm{XX}}$	mesure au maximum			250 μ sur 50 μ.
B. inornatum sol.	—	—		425 μ sur 150 μ.
B. Pruvoti III	—	—		350 μ sur 70 μ.
B. contortum solitaire	—	—		700 μ sur 120 μ.

Pour ce qui est du rendement sporogénétique, nous avons déjà vu que dans une même espèce, à scissiparité facultative, *B. oviforme*, les formes grégaires restent toujours monoblastiques, tandis que les formes solitaires deviennent di- et triblastiques. Les espèces grégaires sont toutes, à l'exception de *B. Pruvoti*, monoblastiques, ou très transitoirement diblastiques (*B. Mangini*). Encore faut-il remarquer que *B. Pruvoti* est parasite de Copépodes de grande taille, que chez lui le nombre des individus n'excède jamais 5, et que, d'autre part, il ne dépasse pas le stade triblastique. Des deux espèces solitaires *B. crassum* et *B. contortum*, la première est monoblastique, mais forme deux fois plus de sporocytes que sa très proche parente *B. spinulosum*. *B. contortum* est par excellence l'espèce polyblastique à période courte, présentant jusqu'à 7 poussées emboîtées. Le rendement sporogénétique supérieur des formes polyblastiques s'affirme par le nombre élevé des sporocytes produits à chaque poussée et par la succession rapide des poussées, c'est-à-dire par la courte durée de la période. Ce dernier facteur est, nous l'avons vu, difficile à apprécier. Nous avons cependant de bonnes raisons de penser que chez *B. contortum* la période est plus courte que chez les autres espèces.

1. Le nombre en exposant romain est celui des individus dans le groupe chez les espèces grégaires.

Importance actuelle et signification phylogénique de la sporogénèse et de la scissiparité. — Ainsi la scissiparité ne paraît procurer aux formes qui la possèdent aucun avantage marqué sur les formes solitaires. Elle les met à certains égards en état d'infériorité vis-à-vis de ces dernières.

Si la pluralité des parasites paraît propre à accroître l'intensité des échanges nutritifs par l'augmentation de la surface d'absorption, elle a, par contre, l'inconvénient de créer entre les individus un conflit de croissance qui aboutit à une réduction de la taille et peut-être du nombre des spores, et chez certaines espèces (*B. oviforme*) à l'inhibition complète du développement pour l'un des parasites. Elle ne permet pas l'utilisation maxima de l'espace stomacal, comme c'est le cas pour le parasite solitaire. Et en fait, nous constatons que de toutes les espèces que nous avons étudiées, c'est *B. contortum*, l'espèce solitaire et polyblastique par excellence, qui offre actuellement la plus grande extension.

La scissiparité, dont le bénéfice pour l'espèce apparaît ainsi très contestable, est-elle une adaptation des *Blastodinium* au parasitisme, autrement dit une conséquence du parasitisme favorable à l'existence de l'espèce ? A vouloir n'en juger que du point de vue finaliste, l'on devrait se borner à penser que si adaptation il y a, elle est encore bien imparfaite. Mais nous avons pour l'examen de cette question un critérium plus sûr, qui est la comparaison du cycle des *Blastodinium*, d'une part à celui des autres Péridiniens parasites, d'autre part à celui des Péridiniens libres. Nous ne pouvons faire ici cette comparaison par le détail.

Elle nécessite la connaissance de tous les Péridiniens parasites et de leurs rapports avec les Péridiniens libres ; elle a sa place dans les chapitres généraux que terminent ce mémoire.

Nous y montrerons que la scissiparité des *Blastodinium* est l'équivalent de la scissiparité des Péridiniens libres, qui est chez eux le mode le plus répandu, et pour beaucoup, semble-t-il, le mode unique de multiplication. Nous verrons que, chez les parasites, elle cède le pas à la sporulation, moyen d'expansion beaucoup plus puissant. Mais il se vérifiera en général, ce qui résulte déjà avec certitude de l'étude des *Blastodinium* : que la sporogénèse des Péridiniens ne diffère par rien de fondamental de la scissiparité, qu'elle en est directement dérivée, et que, sous sa forme la plus simple, elle se confond avec elle. Elle n'est qu'une scissiparité répétée. Il apparaîtra ainsi, ce qui seul nous importe ici, que la scissiparité est chez les *Blastodinium* un caractère paléogénétique, ce qui se trouve

d'ailleurs corroboré par ce fait que l'espèce qui la présente au plus haut degré est aussi celle qui, par ailleurs, a conservé la morphologie ancestrale la plus nette : *B. spinulosum.*

Chez toutes les espèces où elle existe, elle n'a de limites que celles qu'impose au parasite le volume stomacal de l'hôte. Mais il semble que chez la plupart d'entre elles, même chez *B. spinulosum,* elle ait actuellement tendance à se restreindre, bien au-dessous de ces limites, à la production d'un petit nombre d'individus, ce dont témoignent la fréquence et la prédominance des groupements 3 et 4 chez toutes les espèces.

Des remarques analogues peuvent être faites en ce qui concerne la sporogénèse. Chez les formes où celle-ci est poussée à son maximum (*B. contortum,* formes solitaires de *B. oviforme*), elle n'a, elle aussi, d'autres limites que le volume stomacal. Chez celles où la scissiparité est encore très fréquente, la sporogénèse n'atteint pas son maximum possible (*B. spinulosum, B. navicula, B. Mangini*). Un cas intermédiaire nous est fourni par *B. Pruvoti* qui joint à une scissiparité réduite une sporogénèse déjà fort développée.

Dans le même ordre d'idées, il importe de remarquer que chez les formes à scissiparité étendue, celle-ci se poursuit jusqu'à une période avancée de l'évolution. Chez les formes à sporogénèse étendue, au contraire, la scissiparité ne se produit plus qu'à une période plus reculée : chez les formes polyblastiques elle ne dépasse pas les stades monoblastiques (*B. Pruvoti, B. Mangini, B. contortum*).

L'existence exceptionnelle d'une scissiparité chez les formes normalement solitaires me paraît indiquer que celles-ci ont traversé dans leur histoire une période où la scissiparité y était de règle. La suppression anormale de la scissiparité chez les formes habituellement grégaires (*B. Mangini*), mais qui sont, il convient de le dire, des formes à scissiparité atténuée (*B. Mangini, B. oviforme*), nous montre comment pourra s'établir chez ces espèces la condition solitaire.

Ainsi, trouvons-nous, dans notre connaissance même des *Blastodinium,* de bonnes raisons de considérer la scissiparité comme le mode primitif de reproduction, la sporogénèse comme le mode secondaire, dérivé du premier, et développé à des degrés divers dans la série des *Blastodinium* que nous connaissons. Cette notion nous sera d'un précieux secours dans la recherche des affinités et de la filiation des espèces.

Relations des espèces entre elles

Sommaire

Au cours de l'étude des espèces et variétés du genre, nous avons comparé, surtout du point morphologique, chaque caractère aux caractères homologues des autres espèces, et indiqué les limites de leur variabilité. Dans le chapitre qui précède nous avons cru pouvoir saisir la signification phylogénique de certains caractères d'ordre physiologique et génétique, tels que la charge pigmentaire, l'importance relative de la scissiparité et de la sporogénèse dans le cycle évolutif. Ce sont ces documents qui nous serviront maintenant à nous faire une idée des liens de parenté de ces espèces, et pour celles qui entre elles en offrent de manifestes, une idée de leur filiation. Nous apprécierons par là-même, dans une certaine mesure, la valeur des coupures que nous avons établies.

Le groupe *spinulosum*. — Des onze formes de *Blastodinium* dont la description précède, cinq ont en commun les caractères suivants :

1° La forme en navette, à pôles bien différenciés, l'antérieur arrondi, le postérieur aigu, à incurvation dorso-ventrale bien marquée.

2° Le trophocyte à scission submédiane et subtransversale, d'où sa situation antérieure, par rapport à la masse des sporocytes.

3° La présence de sillons sur le trophocyte et d'une crête hélicoïdale de spinules sur la coque, plus ou moins complète, au moins chez les formes jeunes.

B. spinulosum *B. crassum* *B. inornatum* *B. Pruvoti*	parasites des *Calanidae.*
B. oviforme....	parasite des *Cyclopidae.*

Ils tiennent de leurs caractères un air de famille particulièrement manifeste aux stades jeunes, tel que ceux-ci sont souvent difficiles à différencier les uns des autres.

Pour la commodité du langage nous appellerons ce groupe de formes comparable aux groupes d'espèces qu'ont établi les taxonomistes dans les genres nombreux de Péridiniens libres : groupe *spinulosum.*

Isolement des espèces n'appartenant pas au groupe *spinulosum.* — Des six *Blastodinium* restants, nous séparerons de suite *B. contortum* et *B. contortum hyalinum,* parasites des *Calanidae,* dont la torsion hélicoïdale très accentuée dès les premiers stades du développement, témoigne qu'ils tirent origine d'une souche qui leur est propre.

Il nous reste alors quatre espèces qui ont en commun :

La polarité atténuée par l'arrondissement du pôle postérieur ;

La tendance à la symétrie axiale par le redressement des galbes ;

L'absence de crête hélicoïdale.

Ce sont :		
	B. Mangini *B. Mangini oncaae* *B. navicula*	parasites des *Corycoeidae.*
	B. elongatum.......	parasite d'un *Calanidae.*

Mais aucun de ces caractères n'implique une communauté d'origine, entre les espèces qui les présentent, comme le fait par exemple, à notre avis, l'existence de la crête hélicoïdale chez les formes du groupe *spinulosum.* Nous ne réunirons donc pas ces espèces en un groupe analogue à ce dernier.

C'est celui-ci qui sera par conséquent de beaucoup le plus intéressant à examiner au point de vue de la filiation et de la différenciation des formes.

GROUPE *spinulosum*

A. Critères du degré d'adaptation parasitaire.

Valeur morphologique et signification physiologique de la crête hélicoidale. — Des cinq formes qui constituent le groupe, *B. spinulosum* est la seule à présenter d'une manière constante une crête

hélicoïdale sur sa coque. Chez *B. crassum* type, la crête hélicoïdale est aussi toujours présente, mais chez la variété *inornatum*, elle fait plus ou moins complètement défaut aux stades jeunes et ne se retrouve plus aux stades avancés.

Il en est de même chez *B. Pruvoti*, où on ne la rencontre qu'à l'état de vestiges aux tout jeunes stades solitaires.

Chez *B. oviforme*, la crête hélicoïdale est généralement présente chez les formes grégaires, et aux stades monoblastiques des formes solitaires ; mais elle est souvent réduite à l'hélice antérieure. On ne la retrouve plus aux stades polyblastiques des formes solitaires.

La crête hélicoïdale est-elle un caractère ancestral, ou, au contraire, une néoformation dont le rôle serait, étant donnée la disparition des spinules, de retenir le parasite dans la cavité intestinale de l'hôte ?

Ce rôle, il faut le dire, est plus apparent que réel. Les spinules ne sont douées que d'une faible résistance, et chez aucun des *Blastodinium* connus nous ne leur trouvons de tendance à se renforcer. Nous voyons qu'au contraire chez les formes qui, par d'autres caractères, se révèlent comme les plus évolués dans le sens parasitaire, elles font plus ou moins complètement défaut, au moins aux stades avancés (*B. contortum*, *B. Pruvoti*, *B. oviforme*).

Et même aurions-nous constaté qu'elles jouent dans la rétention du parasite un rôle indispensable à l'existence de celui-ci, que nous n'y verrions point la preuve qu'elles sont de néoformation.

De leur localisation et de leur mode de formation nous tirons par contre un argument de poids, à l'appui de notre première hypothèse.

Les spinules font partie intégrante du sillon hélicoïdal, caractère fondamental des formes libres, disparu aux stades végétatifs chez la majorité des parasites, et qui n'est plus guère évident parmi les *Blastodinium* que chez les espèces du groupe *spinulosum-crassum*.

Ces spinules sont formées par une série de papilles que porte la lèvre antérieure du sillon hélicoïdal, celle-là même qui chez plusieurs genres cuirassés se développe en une crête puissante et richement ornée.

Aux rayons creux qui ornent et renforcent ces crêtes et dont la cavité doit être, au moment de leur formation, remplie de cytoplasme, les spinules de nos *Blastodinium* nous paraissent tout à fait comparables.

Un autre fait plaide puissamment dans le même sens : chez *B. inornatum*, et chez *B. Pruvoti* nous avons constaté la présence de vestiges de la crête hélicoïdale chez les parasites jeunes qui sont du type *spinulosum-crassum*.

Nous avons vu que ces spinules ne se reforment plus chez les parasites qui ont effectué une ou plusieurs poussées sporogénétiques et qu'elles n'existent jamais chez les formes di- ou triblastiques. L'aptitude du Péridinien à former ses spinules disparaît, au cours de son ontogénèse, au fur et à mesure qu'il se trouve à un stade plus éloigné de la forme libre primitive. Les faits que nous avons relevés dans l'étude de *B. oviforme* peuvent être interprétés dans le même sens.

Ces faits sont précisément à l'encontre de ce qui devrait se passer si la frange hélicoïdale était un résultat de l'adaptation parasitaire. Cette frange devrait être d'autant plus développée que le stade serait plus éloigné de la forme libre.

Et bien qu'il eût pu me suffire pour légitimer cette manière de voir, d'invoquer la « loi biogénétique fondamentale », je préfère l'appuyer sur un exemple concret. Je le choisis dans un groupe qui m'est familier et dont le développement, comme celui des Péridiniens, comporte une série de mues : les Copépodes ascidicoles.

Chez l'*Ophioseides Joubini*, parasite des microcosmes de la Méditerranée, le nauplius naît, bien constitué, comme chez tous les Copépodes parasites, avec ses trois paires de membres : l'antennule, l'antenne et la mandibule, ces deux dernières biramées.

Chez les Copépodes libres, ces appendices restent biramés.

Chez l'adulte d'*O. Joubini*, l'antenne est réduite à son endopodite, transformé en crampon.

L'exopodite, caractère paléogénétique, disparaît après la deuxième mue (premier stade cyclopoïde). Les crampons qui terminent les pereiopodes, adaptation parasitaire, caractère néogénétique, n'apparaissent qu'après la cinquième mue (troisième stade parasite).

Il paraît hors de doute que la frange hélicoïdale est un caractère paléogénétique chez les *Blastodinium* du groupe *spinulosum crassum*.

Accord des critères morphologique, physiologique et génétique de l'adaptation parasitaire. — Nous sommes donc fondés à considérer que les *Blastodinium* chez lesquels la crête hélicoïdale ne fait jamais défaut (*B. spinulosum*, *B. crassum*), sont moins évolués dans le sens parasitaire que ceux chez lesquels elle a plus ou moins complètement disparu (*B. inornatum*, *B. oviforme*, *B. Pruvoti*).

Deux caractères, l'un physiologique, l'autre génétique, dont nous avons montré par ailleurs la valeur comme critères phylogéniques, vien-

nent corroborer cette manière de voir : c'est d'abord la charge pigmentaire plus réduite chez les trois dernières formes que chez les deux premières, comme en témoignent les indices de pigmentation :

B. spinulosum	7,2	(6-1 chez les *Clausocalanus*)
B. crassum	7,5	
B. inornatum	4,6	
B. oviforme	7,1	
B. Pruvoti	4,5	

C'est ensuite, au moins chez *B. oviforme* et chez *B. Pruvoti*, une sporogénèse plus évoluée qui conduit à des stades polyblastiques. Pour ce qui est de *B. inornatum*, le développement de la sporogénèse se traduit par un nombre de sporocytes plus élevé que chez la forme type *B. crassum* — d'où réduction fréquente du hile — mais point encore par la réalisation de stades polyblastiques. Rappelons cependant que nous avons observé un cas certain de sporogénèse subintrante chez *B. inornatum*, et que nous inclinons à rapporter à cette espèce même le parasite diblastique que nous avons décrit sous l'étiquette *Blastodinium sp.* λ.

Voici donc trois critères importants qui nous ont permis d'apprécier et de comparer avec quelque sûreté le degré d'adaptation parasitaire de nos *Blastodinium* du groupe *spinulosum*.

B. Critères du degré de différenciation des espèces et de leur autonomie.

Variabilité des caractères. Hypothèse uniciste. — Pris isolément les caractères qui nous ont servi à établir nos coupures spécifiques montrent à l'intérieur d'une même espèce de larges variations. Ce sont tous des caractères quantitifs.

Le corps est plus ou moins trapu, plus ou moins incurvé, plus ou moins tordu en hélice, les pôles en sont plus ou moins arrondis ou effilés.

La crête hélicoïdale est plus ou moins développée (*B. crassum-inornatum, B. oviforme, B. Pruvoti*).

La charge pigmentaire varie de 0 au maximum dans toutes les espèces.

La marche de la sporogénèse se montre chez *B. oviforme* sous la dépendance étroite du nombre des individus dans l'hôte.

La scissiparité est elle-même contingente chez *B. oviforme* et *B. inornatum*. Il semble que *B. crassum* et *B. spinulosum* ne diffèrent que par des caractères subordonnés à ce caractère instable.

Entre les formes grêles et les formes ovoïdes de *B. oviforme*, il y a plus

de différence qu'entre *B. spinulosum* et *B. crassum-inornatum*, entre *B. spinulosum* et *B. Pruvoti*. L'exemple de *B. oviforme*, la comparaison entre *B. spinulosum* et *B. crassum* indiquent que la forme elle-même est sous la dépendance du nombre des individus dans l'hôte, c'est-à-dire de la scissiparité. Et l'on est alors amené à se demander si elles ne sont pas aussi sous la dépendance de l'hôte parasité, et si nos espèces ne sont pas autre chose que des formes d'un seul et même organisme différant suivant les hôtes et les conditions du développement.

B. spinulosum étant considéré, à cause de sa crête hélicoïdale complète, de sa scissiparité encore très développée comme la forme souche, *B. crassum-inornatum* en dériverait par suppression de la scissiparité, qui, supprimant le conflit de croissance, favoriserait l'accroissement du corps, surtout en épaisseur et permettrait une prolongation de la sporogénèse. *B. Pruvoti* ne serait qu'un *B. spinulosum* à scissiparité réduite, adapté aux *Clausocalanus*. La sporogénèse plus développée serait, elle aussi, le fait de la suppression du conflit de croissance. *B. inornatum*, forme qui apparaît à tous égards comme n'ayant pas encore atteint son complet équilibre, serait un *B. spinulosum* égaré chez les *Oithona*.

Arguments contre l'hypothèse uniciste. — Tout ceci est plus facile à concevoir qu'à vérifier. Seule l'expérience qui consisterait à réaliser des infections croisées permettraient de discuter cette opinion sur des bases sérieuses.

On peut cependant opposer dès maintenant plusieurs arguments à cette manière de voir. Le premier est un argument de méthode : de ce que l'on constate la variabilité de chaque caractère pris isolément, on n'a nullement le droit de conclure à la caducité des catégories qu'ils ont servi à établir lorsqu'il est démontré — comme c'est le cas — que ces caractères forment en s'unissant des ensembles constants.

Les autres arguments sont des arguments de fait :

1° Il y a très souvent discordance dans l'apparition des espèces parasites d'un même hôte en un temps et en un lieu donnés. Mais il y a souvent aussi concordance.

La discordance prolongée d'apparition entre *B. spinulosum* et *B. crassum* chez *Paracalanus parvus*, entre *B. spinulosum*, *B. crassum-inornatum* et *B. Pruvoti* chez les *Clausocalanus* prouve qu'un germe de *B. spinulosum* ne peut se développer indifféremment en un *B. spinulosum*, un *B. crassum* ou un *B. Pruvoti*. Leur existence simultanée prolongée en un même lieu, démontre que la discordance ne peut être le fait de conditions cos-

miques différentes déterminant tantôt la différenciation d'une forme, tantôt la différenciation d'une autre, en favorisant par exemple ou en inhibant la scissiparité.

2° La suppression ou la réduction de la scissiparité ne produisent pas chez un même hôte, en un même temps et en un même lieu, les mêmes effets, et entre les effets différents produits il n'y a aucune transition. Chez les *Clausocalanus* adultes, nous trouvons des *B. spinulosum* groupés par quatre, des *B. inornatum* groupés par quatre, des *B. Pruvoti* groupés par quatre qui conservent tous les caractères propres à leur type. Il n'y a jamais aucun intermédiaire entre *B. Pruvoti* et *B. crassum-inornatum*.

Il n'en est pas de même, nous l'avons vu, entre *B. spinulosum* et *B. crassum s. lat.*, et c'est tout particulièrement à propos de ces deux formes, que se pose la question de l'unité spécifique. Encore qu'on ne puisse la résoudre, elle mérite qu'on s'arrête quelque peu à son examen. Il nous fera entrevoir le mécanisme par lequel la différenciation des espèces parasitaires peut s'effectuer sous l'influence de la nature et de l'organisation de leurs hôtes.

Ainsi, les relations de *B. spinulosum* et de *B. crassum*, nous apparaîtront bien différentes selon que nous les considérerons chez *Paracalanus parvus* ou chez les *Clausocalanus*.

1° B. spinulosum et B. crassum s. lat.

chez *Paracalanus parvus*

Il n'y a rien de fondamentalement différent dans la forme et la structure de ces deux *Blastodinium*, mais chez les *Paracalanus parvus* leur distinction n'en est pas moins toujours aisée.

Résumons leur caractères différentiels :

B. spinulosum : Parasite grégaire (existence de la scissiparité). Galbe élancé $= \frac{1}{6}$; sans trace de torsion en hélice. Monoblastique ; stade maximum I-128.

B. crassum : Parasite solitaire (pas de scissiparité. Galbe trapu $= \frac{1}{3}$; traces de torsion en hélice. Monoblastique; stade maximum I-256.

La scissiparité et le conflit de croissance comme facteurs de différenciation. Hypothèse de l'unité spécifique. — Cette confrontation de caractères suggère l'hypothèse suivante : les deux

derniers, galbe et nombre maximum des sporocytes sont fonction du premier.

Qu'un *Blastodinium* de la forme *spinulosum* ou d'une forme intermédiaire entre celle-ci et la forme *crassum*, qui procède directement du développement du germe, subisse avant ou après avoir produit plusieurs poussées sporales, une série de divisions binaires, il en résultera 3-4-5-n individus dont le volume serait le tiers, le quart, le cinquième, le $\frac{1}{n}$ du volume du parasite initial, si la croissance ne modifiait ces rapports. Mais la croissance est d'autant moins active que les parasites sont plus nombreux, l'espace qu'ils occupent et les nutriments qu'ils exploitent étant limités. Et comme c'est surtout dans le sens diamétral que l'espace est rétréci, c'est le diamètre des parasites qui ne peut s'accroître, d'où le galbe élancé. Pressés les uns contre les autres, ils se dressent mutuellement, d'où l'atténuation des sinuosités et la rigidité du port. Voilà pour le deuxième caractère.

Nous savons que la sporogénèse s'accompagne d'une augmentation de volume. Plus celui dont dispose le parasite est restreint, moins il produira de spores, d'où le petit nombre de sporocytes. Voilà pour le troisième caractère.

B. crassum et *B. spinulosum* ne sont donc que deux formes d'une seule et même espèce ne différant que par le défaut chez l'une, l'existence chez l'autre, d'une scissiparité consécutive à l'infestation, caractère qui n'est d'aucune valeur, puisque, dans l'espèce *spinulosum* seule, il produit des groupements d'un nombre quelconque d'individus.

Controle objectif de l'hypothèse uniciste. — Cette interprétation était logique ; elle semblait, qui plus est, fidèlement rendre compte des faits. Elle m'avait séduit dès le début de mes recherches. Mais au fur et à mesure que ma statistique s'étendait, je pus me faire de la valeur de cette hypothèse une idée plus précise que ne l'était une pure impression.

La plupart des résultats de ma statistique ont été produits et discutés au cours de l'étude monographique des espèces. Il me suffira de rappeler ici sans détails ceux d'entre eux qui nous sont utiles.

Dans l'influence que nous supposons, dans notre hypothèse, au nombre des individus, sur la taille et la forme de chacun d'eux, il faut distinguer ce qui revient au fractionnement scissipare de ce qui revient au conflit de croissance.

Le fractionnement scissipare ne peut intéresser que le volume des individus, mais non leur galbe, car les deux moitiés séparées, si elles ne sont pas gênées[1], reconstitueront toujours la forme spécifique. Le cas du *B. crassum* que représente la fig. XXVI en est une preuve.

La diminution de volume n'est pas à démontrer. Elle est directement proportionnelle au fractionnement. Ce dont il faudrait faire la preuve, c'est que dans les groupes nombreux, elle n'est pas compensée par la croissance autant que dans les groupes de peu d'individus et que ce défaut de compensation tient surtout à l'insuffisance de la croissance en épaisseur. Les diagrammes des pages 114, 115, 117 le démontrent nettement. Mais ils mettent aussi en évidence ces deux points capitaux pour notre discussion :

1° Les écarts de volume, entre deux individus, appartenant à des groupes même d'ordre très différents, sont de faible importance ;

2° Le galbe, grossièrement exprimé par le rapport du diamètre à la longueur, varie dans des limites plus faibles encore.

L'HIATUS *spinulosum-crassum*. SA SIGNIFICATION. — Par contre lorsque nous passons d'un *B. spinulosum* II à un *B. crassum*, nous constatons un écart de $\frac{1}{2}$ dans la valeur des diamètres, la longueur restant sensiblement la même. Il y a donc un hiatus considérable entre la série des *B. spinulosum* et *B. crassum*, que l'on est tenté tout d'abord d'interpréter comme une preuve de l'autonomie des deux formes. Mais ce ne serait là, comme on va voir, qu'une illusion.

Tenant pour certain que seul le conflit de croissance, à l'exclusion de la fragmentation scissipare, peut altérer le galbe, représentons par un cercle la section transversale de l'estomac de l'hôte, dont pour l'instant, nous supposerons la paroi non élastique, mais déformable.

Dans cet estomac, un *B. crassum* peut se développer jusqu'à atteindre le diamètre de la cavité, soit par exemple 100 μ. Dans la même cavité, si la paroi en était rigide, deux *B. spinulosum* ne pourraient atteindre qu'un diamètre de 50 μ.

Trois *B. spinulosum* pourront y atteindre un diamètre de 46 μ sans tenir compte de la déformation de la paroi.

1. Si les scissions scissipares modifiaient le galbe, ce ne pourrait être qu'en augmentant le diamètre par rapport à la longueur, puisque le plan de division est subtransversal. Les individus seraient donc d'autant plus trapus qu'ils appartiendraient à des groupements plus nombreux, ce qui est d'ailleurs entièrement contraire aux faits.

Les *B. spinulosum*	III	atteindront	....	46 μ.
— —	IV	—	....	41 μ.
— —	V	—	....	36 μ 5.
— —	VI	—	....	33 μ 3.
— —	VII	—	....	33 μ 3.[1]

Si l'on tient compte de ce fait que la paroi est déformable et qu'elle est de plus élastique et de cet autre fait que les parasites, lorsqu'ils sont nombreux, ne se trouvent pas tous au même niveau de l'estomac, on se représentera que les chiffres donnés ci-dessus sont d'autant plus inférieurs à ce qu'ils seraient en réalité, que le groupement est d'ordre plus élevé. Et la correction qu'il faudrait leur apporter réduirait les écarts déjà peu considérables des extrêmes. On arrive ainsi à constituer une série semblable à celle que nos statistiques nous permettent de former, avec l'hiatus caractéristique entre *crassum* et *spinulosum* II.

Ainsi l'on s'explique l'existence du hiatus entre *crassum* et *spinulosum*, et l'on voit qu'il ne peut en aucune façon servir à plaider l'autonomie des deux formes.

Importance des différences morphologiques. — Que nous reste-t-il donc pour la soutenir ? D'abord la forme ! Les nombres et les courbes sont très expressifs, et on en joue avec facilité, mais ils n'approchent la réalité que de très loin et ils ne rendent compte, et combien grossièrement, que d'un seul caractère, parmi ceux si nombreux et dans le cas particulier, si difficiles à analyser, qui composent la forme.

A comparer un *B. crassum* au *B. spinulosum* le plus proche, d'un groupement binaire par exemple, l'on se rend compte que les actions de contact entre les deux individus du groupement sont tout à fait insuffisantes à expliquer les différences morphologiques qui les séparent du type *crassum*. Si l'on peut admettre à la rigueur que le profil rectiligne de la face dorsale de nos *spinulosum* II est un effet des pressions réciproques qu'ils exercent l'un sur l'autre, ceci n'est plus soutenable lorsqu'on a affaire à des groupements dépassant dix individus où ceux-ci qui sont loin d'être rangés d'une manière régulière, dos contre dos, conservent cependant leur galbe caractéristique. Cette face dorsale est loin d'être toujours rectiligne. Elle est même le plus souvent concave (tandis qu'elle est convexe chez *crassum*). Et puis la face ventrale, qui ne subit

[1] Dans un cercle dans lequel on incrit 6 cercles égaux tangents intérieurement à la circonférence et tangents entre eux, on peut inscrire un septième cercle central égal et tangent aux six autres.

d'autre pression que celle de la paroi intestinale, pression qui s'exerce aussi sur *B. crassum,* la face ventrale a, elle aussi, un profil régulièrement courbe et non sinueux comme chez ce dernier.

Interprétation de la scissiparité accidentelle de *B. crassum.* — En somme, de tout ceci, nous ne pouvons tirer aucune indication précise sur la valeur des espèces *B. crassum* et *B. spinulosum.* Usons d'autres moyens d'enquête. Il en est un généralement fécond qui nous fait ici presque complètement défaut : c'est l'étude des anomalies. Nous n'avons à ce sujet qu'un seul document concernant *B. crassum.* C'est l'unique cas de scissiparité que j'aie pu observer chez cette espèce. L'individu est au stade I. I. 64 fig. xxvi, p. 129. Je rappelle qu'il a été rencontré chez un *Paracalanus parvus* à quatre segments, et que sa crête hélicoïdale était complète. Il est donc de la forme type et tout à fait comparable par sa forme, sa structure et son habitat aux formes solitaires non scissipares. Chez cet individu les deux trophocytes fils avaient une forme telle que lorsqu'ils auraient été séparés par la libération des sporocytes, c'est deux *B. crassum* types qu'il y aurait eu dans le Copépode, et non deux *B. spinulosum.* Et il n'est guère douteux que ces individus, au lieu de se disposer côte à côte dans l'estomac de l'hôte, se fussent placés l'un en avant de l'autre, comme cela arrive toujours pour les formes scissipares de *B. inornatum,* et qu'échappant ainsi à l'action du conflit de croissance, ils se fussent maintenus sous la forme *B. crassum.* Mais on nous objectera que, dans le cas qui nous occupe, la scissiparité s'est produite d'une manière très tardive, lorsque la forme *crassum* était déjà acquise, et que normalement les choses ne se passent pas ainsi ; que la scissiparité se produit aux stades reculés, sous la forme *spinulosum,* et que seuls les individus qui ne l'ont point subie deviennent des *B. crassum.*

Importance des stades solitaires. — Nous ne pouvons chercher une réponse à cette objection que dans l'étude des stades jeunes qui, si la théorie uniciste est vraie, devront nous montrer tous les intermédiaires entre *B. spinulosum* et *B. crassum.*

J'ai observé spécialement une série de formes jeunes, parasites de Copépodes à deux ou trois segments abdominaux : *B. crassum* à galbe plus ou moins trapu, mais tous de la forme type, et un unique *B. spinulosum* solitaire, le seul que j'aie jamais rencontré sans trouver de transition. Ce sont là des documents tout à fait insuffisants et dont il serait vain de tirer des conclusions.

Le stade de passage de *B. spinulosum* à *B. crassum* peut être tout aussi

éphémère que le stade où *B. spinulosum* reste solitaire, et il peut très bien m'avoir échappé.

C'est donc une étude spéciale des tout jeunes stades qui fournira la solution du problème.

Les constatations précédentes ne nous auront cependant pas été sans profit : il s'en dégage nettement cette notion que, quelque soit le degré actuel de différenciation de *B. spinulosum* et de *B. crassum*, c'est *B. spinulosum* qui apparaît comme la souche de *B. crassum*. *B. crassum* est un *B. spinulosum* dont la forme s'est modifiée par suite de la suppression de la scissiparité primitive.

Quant à dire si cette différenciation est un fait accompli, comme tendraient à le montrer les particularités morphologiques caractéristiques de *B. crassum*, ou si elle est encore en voie de s'effectuer, nous ne le pouvons. Car il est possible que *B. crassum* se reproduise toujours semblable à lui-même tout en passant aux premiers stades de son développement par la forme *spinulosum*. Seule l'expérience pourrait trancher la question.

Dans toute cette discussion nous n'avons eu en vue que *B. spinulosum* et *B. crassum* type chez les *Paracalanus*. L'étude comparative de ces formes chez les *Clausocalanus* dans laquelle nous comprendrons aussi la variété *inornatum*, va nous permettre d'aller plus avant dans la recherche de leur degré de parenté.

2° *B. spinulosum*, *B. crassum s. lat.* chez les *Clausocalanus*.

Caractères. — On sait qu'entre *B. spinulosum* des *Paracalanus* et *B. spinulosum* des *Clausocalanus* il y a une légère variation du galbe et de l'indice de pigmentation, qui ne nous a cependant pas paru suffisante pour considérer ces deux formes comme deux variétés distinctes. Mais pour la commodité du langage nous les distinguerons ici en faisant suivre le nom spécifique de la première lettre du nom de genre de l'hôte.

Je rappelle que l'indice de pigmentation est 7,2 chez *B. spinulosum P.* et seulement 6,1 chez *B. spinulosum C.*

Etant donné le peu de précision de ces chiffres leur variation est trop faible pour que nous puissions en faire état ici. Il n'en est pas de même de la variation du galbe. Celle-ci ressort de la comparaison des rapports extrêmes qui sont :

Pour *B. spinulosum P.* de $\frac{1}{7}$ à $\frac{1}{5}$

Pour *B. spinulosum C.* de $\frac{1}{7,2}$ à $\frac{1}{3,3}$

et par la comparaison des courbes de fréquence de tous les rapports relevés, pages :

L'espace plus grand offert par les *Clausocalanus* au développement de leur parasite peut expliquer cette variation du galbe.

Ainsi chez les *Clausocalanus* le galbe de *B. spinulosum* tend plus vers celui de *B. crassum*, que chez les *Paracalanus*.

Nous avons vu, d'autre part, que chez les gros *Clausocalanus*, *B. crassum*, et surtout sa variété *inornatum* présentaient fréquemment la multiplication endogène. Les groupes à deux et même quatre individus ne sont pas rares. J'insiste dès maintenant sur ce fait, que la scissiparité a été saisie sur le vif, chez des individus solitaires trapus de type *crassum*. Les individus par paires ou par quatre sont donc bien des formes scissipares de *B. crassum* ou de *B. inornatum* et non des individus de *B. spinulosum* qui se seraient épaissis postérieurement aux scissions qui les ont produits.

Inexistence du Hiatus *spinulosum-crassum*. Formes intermédiaires. — Mais entre ces formes grégaires de *B. crassum* ou de *B. inornatum* qui ont conservé le galbe trapu caractéristique du type et les *B. spinulosum C.* typiques, il y a une série de formes intermédiaires. Il n'y a point ici comme chez *Paracalanus parvus*, d'hiatus *spinulosum-crassum*. Et l'on attribuera tout naturellement ceci à l'absence du conflit de croissance dans l'estomac plus vaste des *Clausocalanus*. L'étendue de l'espace offert aux parasites qui permet la multiplication endogène de *B. crassum-inornatum* permet aussi l'accroissement en épaisseur de *B. spinulosum*. La fragmentation de l'un et l'épaississement de l'autre aboutissent à la formation d'une série complète d'intermédiaires où il n'est pas possible de faire sur le vu de la forme et de la taille seulement, la démarcation des deux parasites.

S'il était démontré que dans cette série il n'y a d'une part que des formes qui se divisent après avoir acquis le galbe trapu, et d'autre part que des formes qui se sont épaissies après s'être divisées, on pourrait conclure à la dualité de l'espèce.

Mais si l'on observait que les différents types grégaires proviennent d'autant de types solitaires semblables, ayant acquis leur galbe avant toute scissiparité, il faudrait admettre l'unité spécifique.

Ici encore nous ne pouvons nous arrêter à un parti définitif. Tout ce

que nous pouvons dire, c'est que si la filiation *spinulosum-crassum* n'est pas une vérité ontogénique, elle est au moins une vérité phylogénique. Et la même formule nous paraît applicable aux relations de *B. oviforme* et de *B. Pruvoti* avec *B. spinulosum.*

B. Mangini, B. Mangini-oncaae, B. navicula et *B. elongatum.*

En plus des deux caractères énoncés plus haut, ces formes présentent encore en commun :

la condition toujours grégaire ;

la structure presque toujours monoblastique ;

l'indice de pigmentation élevé.

Si nous ne les avons joints, ces caractères, aux deux premiers, c'est que moins que ceux-ci encore ils peuvent impliquer une communauté d'origine des formes qui les possèdent. Ils interdisent même de rechercher entre elles une filiation directe, car ils témoignent, si nous nous en référons aux critériums dont nous avons fait usage jusqu'ici, qu'elles sont toutes au même degré d'évolution dans le sens parasitaire. Ceci nous interdit également d'en rechercher la souche parmi les formes que nous connaissons du groupe *spinulosum*, mais cependant point de leur attribuer à toutes une origine commune.

Rappelons, par exemple, que chez les formes grêles de *B. oviforme*, nous avons constaté une atténuation fréquente de la polarité morphologique par arrondissement du pôle postérieur, le déplacement en avant du plan de scission du trophocyte et enfin l'inconstance de la crête hélicoïdale.

Nous savons d'autre part que chez *B. Mangini, B. Mangini-oncaae, B. elongatum*, on observe parfois quelques vestiges sur le trophocyte du sillon hélicoïdal. Et chez *B. elongatum*, ils peuvent même être aussi accusés que chez *B. spinulosum.* D'autre part, chez *B. Mangini oncaae*, nous avons constaté une polarité toujours mieux conservée que chez le type. De sorte que, s'il était démontré que *B. Mangini* avait vraiment une souche commune avec le groupe *spinulosum*, nous serions amenés à considérer la variété comme la souche du type[1].

1. Dans pareil cas, la nomenclature taxonomique semble exprimer, on le voit, exactement l'inverse de ce que l'on considère comme la réalité. Cette apparente absurdité serait évitée si, au lieu du mot *variété* qui implique l'idée d'une variation à partir d'une forme souche on usait pour désigner la forme qui ne diffère d'une autre que par de faibles caractères — et c'est à cela que se réduit presque toujours le sens du terme en systématique- d'un vocable qui ne contienne pas l'idée de filiation, tel que *paraspecies* (parespèce) ou tout autre de ce genre. Une nomenclature dont le seul fondement est la priorité bibliographique ne peut prétendre rendre compte des relations phylogéniques des êtres et devrait exclure de son vocabulaire tout terme qui implique l'existence de elles relations. Plus nos connaissances phylogéniques progresseront, plus s'imposera ce remaniement du voca-

Nous avons déjà fait la comparaison des deux formes à tous points de vue et justifié de la valeur taxonomique que nous leur attribuons.

Il nous reste donc à examiner les relations de *B. Mangini* avec *B. navicula* et *B. elongatum*. La dernière forme est trop insuffisamment connue pour qu'elle puisse faire l'objet d'une discussion phylogénique.

Quant à *B. Mangini* et *B. navicula,* ils n'ont guère en commun que leur tendance à la symétrie axiale et leur défaut de différenciation polaire. Mais ils diffèrent par contre par un caractère auquel, en raison de sa constance chez les formes qui le présentent (*B. contortum* et *B. navicula*), il faut attribuer une importance : c'est la division oblique sublongitudinale du trophocyte. On voit que l'existence de liens de parenté entre *B. Mangini* et *B. navicula* est tout à fait incertaine.

Blastodinium contortum et *B. contortum-hyalinum.*

Nous avons dit déjà que nous considérions ces deux formes comme très isolées des autres espèces du genre. La simple énumération des caractères du type permettra de se convaincre qu'elles ne confinent à aucun autre *Blastodinium* :

Forme plus ou moins tordue en hélice, à pôles non nettement différenciés;
Trophocyte à scission sublongitudinale ;
Jamais de sillon ni de crête hélicoïdale ;
Figure achromatique invisible chez l'organisme vivant ;
Condition solitaire ;
Stades avancés polyblastiques ;

La variété se différencie du type par :

Le redressement du galbe ;
L'amincissement du pôle antérieur et sa courbure en crosse.
Le renflement de la région médiane ventrale ;
La disparition du hile ;
Le défaut de pigmentation.

Mais nous avons vu qu'elle s'y rattache par une série très complète de formes de passage qui nous ont montré toutes les étapes de sa différenciation. Les faits que nous avons constatés ici sont tout à fait de l'ordre de ceux que nous a offerts par exemple *B. spinulosum clausocalani* passant à *B. inornatum*. Dans un cas comme dans l'autre, disparition (sous des

bulaire, faute duquel taxonomistes et phylogénistes seront exposés à un éternel quiproquo. Voir, à ce sujet, le malentendu FAGE (1908) DELCOURT (1909). Ceci jusqu'à ce que la systématique soit ce qu'elle devrait être ; l'expression fidèle de la phylogénie.

influences probablement différentes) d'un caractère paléogénétique : crête hélicoïdale ou galbe hélicoïdal, et dépigmentation. Celle-ci est complète chez *B. hyalinum*.

Isolement dans la mer du Nord de *B. hyalinum* et de *B. contortum*. — Ici, comme pour les autres formes en voie de différenciation, se pose la question de savoir si cette différenciation est achevée ou encore incomplète. Jusqu'ici, nous n'avons pas pu répondre. Dans le cas de *B. contortum-hyalinum*, un document d'ordre nouveau s'est ajouté à ceux que nous avons réunis nous-mêmes, et dont je tiens à faire état, malgré sa médiocrité, et seulement à titre d'indication.

Je rappelle que parmi les nombreux parasites indéterminés qu'Apstein a observés chez les Copépodes pélagiques des parages de Kiel, nous avons pu reconnaître un *Blastodinium*, et l'identifier à *B. hyalinum*. Tous les croquis donnés se rapportent à cette forme. L'absence de toute mention de coloration confirme l'interprétation des images. Or, du travail d'Apstein, on peut conclure que ce *Blastodinium* seul existe dans la mer du Nord et la Baltique méridionale.

Voici sur quoi se base cette conclusion :

1° *B. hyalinum* a été observé dans 94 pêches différentes s'échelonnant sur les mois de mai et août 1906, août et novembre 1907, février, mai et août 1908, août 1909, à des époques où tous nos *Blastodinium* se montrent en Méditerranée.

2° Il a été rencontré : assez commun chez *Calanus*, très commun chez *Pseudocalanus* et *Paracalanus*, rare chez *Centropages* et *Acartia clausi*. Or, parmi ces Copépodes, se trouve l'hôte de cinq *Blastodinium* méditerranéens, dont *B. contortum*, tous plus ou moins colorés.

3° L'auteur examinait les Copépodes vivants, les dessinait et en peignait la couleur à bord du bateau. La plupart des parasites qu'il a observés sont beaucoup plus difficiles à distinguer que les *Blastodinium*, surtout que les formes pigmentées. Celles-ci n'auraient donc pas échappé à l'attention de l'auteur.

Force nous est donc de conclure que *B. hyalinum* est, au moins dans la mer du Nord, une espèce actuellement isolée de sa forme souche méridionale *B. contortum*.

Ceci nous amène à poser, sans aucune prétention à la résoudre, la question de la distribution et de l'origine géographique des *Blastodinium*. Mais nous possédons, la concernant, quelques indications que nous ne croyons pas devoir passer sous silence.

Quelques conjectures relatives à la distribution et à l'origine géographique des Blastodinium

C'est ici pour moi le lieu d'exprimer les regrets que j'ai de n'avoir pu, avant de mettre la dernière main à ce travail, faire une rapide enquête sur les Péridiniens parasites, et en particulier les *Blastodinium*, dans les mers du Nord.

De l'existence exclusive que paraît avoir constaté APSTEIN de *B. hyalinum* dans les mers du Nord, je puis rapprocher trois faits qui, certes, méritent d'être contrôlés, mais qui semblent indiquer comme celui-là que les *Blastodinium* sont essentiellement des organismes des mers chaudes. Ce sont :

1° Le ralentissement de la sporogénèse que j'ai observé à Banyuls chez *B. spinulosum, B. crassum, B. Pruvoti* [1], à l'approche de l'hiver, durant le mois de novembre 1906 ;

2° La rencontre durant le mois de mars, à Banyuls et à Villefranche, des seuls *B. contortum* et *B. hyalinum.*

3° Le défaut, pendant les mois d'août, septembre et octobre 1912, probablement en rapport avec la moyenne exceptionnellement basse de la température de l'eau de *B. Pruvoti*, malgré l'abondance des *Clausocalanus*.

Genre **SCHIZODINIUM** CHATTON 1912

Fig. 40. pl IV, et fig. 91, pl. VIII.

Schizodinium CHATTON (1912, p. 90).

Espèce type du genre : *Schizodinium sparsum* CHATTON **1912**.

Sommaire

Schizodinium sparsum CHATTON 1912

Schizodinium sparsum CHATTON (1912, p. 90, fig. 7).

Type de l'espèce parasite dans l'estomac du Copépode podopléen

1. Ces faits sont à rapprocher des constatations faites sur les Péridiniens libres par GOUGH (1905) : maximum des divisions du *Ceratium fusus* en juillet dans la Manche : par GRAN (1908) : maximum pour *C. tripos, C. fusus* et *C. fusca* dans le fjord de Kristiana en septembre par APSTEIN (1911 *b*) : maximum des divisions du *Ceratium tripos* au début de septembre, dans la mer du Nord. Défaut de multiplication en janvier, février, mars.

Corycæus rostratus Cl. (= *Corycella rostrata* Farran) à Banyuls-sur-Mer. Septembre-Octobre. Fig. 91, pl. VIII.

Hote. — Les *Corycæus rostratus* ne sont pas rares dans le plankton de la baie de Banyuls, surtout en automne, septembre, octobre. Ils sont assez fréquemment parasités par un *Blastodinium*, *B. Mangini*, et beaucoup plus rarement par le parasite que je vais étudier. Depuis le début de mes recherches, je ne l'ai observé que chez 7 *Corycæus* en tout, alors que *Blastodinium Mangini* s'y est trouvé chez 67 individus. Je ne les ai jamais vus coexister chez le même hôte.

Forme. Structure. — L'apparence du parasite est des plus simples. C'est un corps à peu près sphérique, très peu ellipsoïdal, vivement coloré en jaune, de 20 à 50 μ de diamètre et à pôles rigoureusement semblables. Il est orienté dans l'estomac d'une façon quelconque, complètement libre dans sa cavité. Une pellicule très mince, lisse et incolore, l'entoure toujours, intimement accolée au corps. Dès l'abord, celui-ci montre les caractères d'un dualisme très net. Il est partagé selon l'équateur en deux hémisphères, par une cloison qui apparaît plus colorée que les autres régions parce que le réseau chromoplastique qui supporte le pigment y est particulièrement dense. Cette cloison équatoriale est en continuité avec le cytoplasme périphérique également chargé de pigment. Seul, le centre de chacun des hémisphères apparaît incolore et lorsqu'on y regarde à un fort grossissement, on retrouve cette structure si caractéristique que nous connaissons déjà, du noyau des *Apodinium* et des *Blastodinium* : microsomes à peine plus réfringents que le suc interstitiel, rangés en files parallèles. Chacun des noyaux se colore en vert brillant par le vert de méthyle acétique, d'une manière massive.

Les chromoplastes forment dans le cytoplasme qui est incolore et sans structure apparente un réseau à mailles très irrégulières. Le pigment était présent et abondant chez tous les individus. Quelques pyrénoïdes çà et là, surtout vers les pôles.

Pluralité et unité d'origine des individus. — Je n'ai jamais vu de tels individus isolés dans un *Corycoeus*. Dans tous ceux de ces Copépodes que j'ai observés, il ne s'en trouvait jamais moins de quatre et, quel que fût leur nombre, ils étaient tous égaux, semblables, indépendants les uns des autres. Peu nombreux, ils se présentent en file, puis en amas, distendant l'estomac lorsqu'ils se sont multipliés. Dans tous les cas où

j'ai pu les compter avec précision, ils étaient en nombre pair. Leur nombre maximum m'a paru être voisin de trente.

Cette similitude rigoureuse des individus contenus dans un même *Corycæus*, leur nombre toujours pair, le fait aussi que leur taille était d'autant plus réduite que leur nombre était plus élevé, montraient dès l'abord qu'ils ne pouvaient provenir que d'une multiplication en progression géométrique, d'un individu initial unique, après son entrée dans le Copépode.

Sporogénèse apériodique. — J'ai pu effectivement constater une fois la division simultanée de huit parasites dans un *Corycæus*. C'est un simple étranglement du corps à l'équateur, précédé de la division des deux noyaux. Ceux-ci se scindent, sans spectre cytoplasmique visible, suivant un plan oblique par rapport à l'axe du corps. L'état binucléé se conserve donc à tous les stades du développement.

Remarquons que, contrairement à ce qui se passe chez les *Apodinium* et les *Blastodinium*, la première division du corps intéresse toujours la cuticule, de sorte que les éléments résultant de cette division restent toujours indépendants. De plus, le corps n'étant pas polarisé, les deux premières cellules qu'il produit sont homodynames, ainsi que toutes les suivantes.

Les éléments d'un même Copépode sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux. Il y a donc certainement une période de croissance consécutive à l'entrée du parasite dans l'hôte, suivie d'une période de reproduction.

Comparaison avec les *Apodinium*, les *Blastodinium* et les *Oodinium*. Affinités avec les *Blastodinium*. — Si l'on tient à comparer un *Schizodinium* à un *Apodinium* ou à un *Blastodinium*, c'est au gonocyte ou aux sporocytes, et non au trophocyte qu'il faut l'homologuer.

Les deux caractères : indépendance des cellules-filles et défaut de polarité dynamique du corps, c'est-à-dire homodynamie des cellules-filles, celui-ci beaucoup plus important que celui-là, distinguent nettement *Schizodinium sparsum* des *Blastodinium*. Ils rappellent par contre les *Oodinium*. Il y a certainement dans le cycle de *Schizodinium* un stade initial où le parasite est unique. Arrivé au terme de sa croissance, il subit comme un *Oodinium* une série de divisions dichotomiques qui aboutissent à la formation de spores.

On ne peut méconnaître cependant que *Schizodinium* se rapproche

des *Blastodinium* par son mode de vie, par sa structure et en particulier son état binucléé et sa pigmentation. Il est à prévoir que des formes à caractères intermédiaires viendront combler la lacune qui sépare actuellement ces deux genres. Que chez un *Blastodinium*, la période de repos du trophocyte s'abrège jusqu'à ne plus excéder le temps qui sépare deux divisions successives des sporocytes, on aura fait retour à la reproduction synchrone des *Schizodinium*. Nous avons vu le cas se produire chez les *Apodinium*. Il en existe d'analogues comme on le verra dans la série des *Haplozoon*.

Caractère primitif de la sporogénèse. — Je dis : « aura fait retour » intentionnellement. Bien qu'en cette matière tout ne soit que pure hypothèse, je crois pouvoir avancer que la reproduction présentée par *Schizodinium sparsum* est un mode plus primitif que la sporogénèse de *Blastodinium*. C'est le mode de tous ceux des Péridiniens libres chez lesquels la simple scissiparité tend, en se répétant sans croissance intercalaire, à passer à la sporogénèse. C'est aussi le mode de reproduction des parasites chez lesquels le trophocyte n'est pas génétiquement polarisé.

Schizodinium sparsum nous offre par son mode de reproduction un intermédiaire entre la scissiparité primitive et la palisporogénèse très évoluée des *Blastodinium*.

Parasitisme. — Le parasitisme des *Schizodinium* est de même ordre que celui des *Blastodinium*. C'est aussi un parasitisme chylifique s'aidant encore de l'assimilation chlorophylienne. Au point de vue de leur pouvoir d'expansion, les premiers se trouvent, par rapport aux seconds, dans un manifeste état d'infériorité.

Qu'au pis aller, un *Blastodinium Mangini* ne fournisse pas plus de spores, en un temps donné, en vingt-quatre heures par exemple, pour une poussée qu'un *Schizodinium*, il peut, grâce à la sporogénèse périodique, en fournir chaque jour une nouvelle. Un *Schizodinium* ayant sporulé ne peut recommencer à le faire que si ses spores ont été ingérées par un autre *Corycœus*. C'est du moins probable, car il semble que les spores des *Schizodinium*, pas plus que celles des *Blastodinium*, ne peuvent se développer directement dans l'hôte même où elles ont pris naissance. Et tout naturellement, l'on est amené à penser que l'infériorité numérique du *Schizodinium sparsum*, par rapport au *Blastodinium Mangini*, chez *Corycœus rostratus*, a pour cause, toutes choses semblant égales d'ailleurs, sa plus faible capacité de prolifération.

Genre HAPLOZOON DOGIEL 1906

Haplozoon V. DOGIEL (1906, p. 895).
Haplozoon V. DOGIEL (1908, p. 417).
Haplozoon V. DOGIEL (1910, p. 400).
Microtœniella CALKINS (1915, p. 46)[1].

Espèce type du genre *Haplozoon armatum* V. DOGIEL 1906.

Sommaire

DÉCOUVERTE DES *Haplozoon*. — Dans une note préliminaire du 27 novembre 1906 au *Zoologischer Anzeiger*, V. DOGIEL annonçait la découverte à la côte de Murman, de singuliers parasites à corps pluricellulaire, vivant dans le tube digestif d'une Polychète de la famille des Ophéliens : *Travisia* (*Ophelia*) *forbesi* JOHNSTON. Ces parasites sont fixés, dans le premier tiers de l'intestin, aux cellules épithéliales, à la fois par un stylet et par des pseudopodes filamenteux rétractiles, qui pénètrent la cellule hôte. Les plus jeunes ont l'aspect de grégarines ; leur corps est indivis, avec un gros noyau central, et protégé par une fine pellicule, toujours adhérente au cytoplasme.

Ces jeunes individus subissent une première division subtransversale, un peu oblique en deux éléments, l'un proximal ou « Kopfzelle », l'autre distal qui est la cellule-mère d'une génération de « Geschlechtszellen ». De la cellule céphalique se séparent d'une façon continue, par cloisonnement, de nouvelles cellules et pendant ce temps toutes les cellules déjà

1. G. N. CALKINS (1915) a décrit sous ce nom, un parasite de l'annélide marine : *Clymenella torquata*, et l'a rapporté provisoirement aux Schizogrégarines. Nous y reconnaissons un *Haplozoon* très voisin d'*H. delicatulum* V. DOGIEL.

existantes se divisent aussi. Comme elles le font dans un sens perpendiculaire au premier plan de séparation, l'organisme se trouve constitué par une cellule céphalique suivie de plusieurs séries ou générations de cellules dont le nombre est d'autant plus élevé que les séries sont de formation plus ancienne. Dans celles-ci, le nombre des noyaux est de quatre. Il est de deux dans les cellules des générations moyennes.

Les cellules de la génération la plus ancienne, situées à l'extrémité postérieure ou distale du parasite, se détachent, tombent dans la cavité intestinale et sont expulsées immobiles dans les excréments. L'auteur n'a pu suivre le sort ultérieur des « Geschlechtszellen » et il n'a pas vu leur état de complète maturité qui eût pu, dans une large mesure, éclairer les affinités du parasite qu'il venait de découvrir.

Controverses sur la nature des *Haplozoon*. « Mésozoaires » ou Péridiniens. — Dogiel, sur ce point, n'a pas hésité à se prononcer : « Wie aus meiner kurzen Beschreibung hervorgeht, zwingt, die Einfachheit der Organisation, das Fehlen der Differenzierung nicht nur des Mesoderms, sondern auch des Ecto-und Entoderms, sowie auch die eigenartige Entwicklung aus dem einzelligen Stadium, das *Haplozoon* den Mesozoa zuzureihen.

« Der flache, einschichtige Körper, die Eigentümlichkeit der Kopfzelle und die Art der Entstehung der Geschlechtszellen erfordert für das *Haplozoon* eine neue gruppe der Mesozoa zu Bilden. »

Mais ce n'était pas là, semblait-il, s'engager beaucoup, et dans l'annexion des *Haplozoon* aux Mésozoaires, l'on ne voyait qu'une provisoire mesure d'ordre, lorsque Dogiel, dans son mémoire définitif, tenta de la consacrer en créant les « Catenata, eine neue Mesozoengruppe ».

A la lecture de la note préliminaire, j'avais été frappé de tout ce que les *Haplozoon* offraient de commun avec les *Blastodinium* et les *Apodinium* : polarité de la « cellule céphalique », division subtransversale de celle-ci, hétérodynamie des cellules-filles, sporogénèse itérative, intermédiaire par la brièveté de la période entre celle des *Apodinium* et celle des *Blastodinium*, avance de la division nucléaire sur la division cytoplasmique, et à partir de ce moment, seule la démonstration que les éléments reproducteurs des *Haplozoon* n'avaient pas la morphologie péridinienne, eût pu me convaincre que ces organismes n'étaient point des Dinoflagellés très modifiés par suite de leur mode de vie. J'exprimai cette conception dans une note du 4 avril 1907 : « Dans une note préliminaire également toute récente, le même auteur (Dogiel) a décrit, sous le nom d'*Haplozoon*

armatum, un organisme parasite du tube digestif d'un Ophélien, *Travisia forbesi* JOHNST, et dont il fait le type d'un nouveau groupe de Mésozoaires. Par sa forme et son mode de reproduction, cet être rappelle de très près les Blastodinides. L'étude ultérieure montrera peut-être qu'il doit leur être rattaché. » L'année suivante, le 25 juin **1908**, je dis encore plus catégoriquement : « ...les genres *Blastodinium* et *Apodinium* auxquels il faut certainement adjoindre le genre *Haplozoon*... »

Quelques semaines après paraissaient les « *Catenata* eine neue Mesozoengruppe » où j'eus plaisir à constater que l'auteur reconnaissait en fait la nature péridinienne des *Haplozoon* tout en les maintenant dans les Mésozoaires. Ce sont, dit-il en substance, des Mésozoaires qui dérivent des Péridiniens, ce que l'on pourrait appeler des Métapéridiniens : « Nach der vorstehenden, eingehenden Besprechung der Systematischen Stellung von *Haplozoon*, halte ich es für am meisten begründet, diese Form zu den Mesozoa zu stellen. Einerseits zeigt sie keinerlei direkten Zusammenhang mit den Metazoa ; anderseits ist die Abstammung des *Haplozoon* von den Peridinea und dessen Verwandschaft mit dieser Gruppe der Protisten, so sehr dieselben mir auch wahrscheinlich vorkommen, einstweilen doch noch unbewiesen. ...Sollte es gelingen den unmittelbaren Zusammenhang zwischen *Haplozoon* und den Peridinea, festzustellen, so wäre es sogar vielleicht besser für diese Gruppe die Bezeichnung Metaperidinea aufzustellen » (p. 470-471).

Cette conception mixte ne satisfit point NERESHEIMER (**1908**) qui, discutant du point de vue des Mésozoaires, rendit à la question toute sa précision : « ist *Haplozoon* wie CHATTON meint, als ein parasitisches Dinoflagellat, also als Protozoon zu betrachten, oder mit DOGIEL als Mesozoon ? » Et il conclut que le genre *Haplozoon* doit être exclu de la série des Mésozoaires et rangé parmi les Protozoaires. Entre lui et *Apodinium mycetoïdes*, il n'y a, dit-il, aucune différence fondamentale. Et il ajoute : « Damit fällt aber auch die von Dogiel aufgestellte Gruppe der *Catenata*...»

DOGIEL ne se range-t-il pas en définitive à cette manière de voir lorsqu'il dit en 1910 : « Der Unterschied zwischen die Auffassung von NERESHEIMER und der meinigen scheint mir hauptschächlich auf der Verschiedenheit unsrer Auffassungen von der Gruppe der *Mesozoa* zu beruhen. Während ich selbst die Mesozoa als eine provisorische, sehr verschiedene Charakterzüge anfweisende Gruppe von Ubergangsformen zwischen den *Protozoa* und den *Metazoa* auffasse (selbstverständlich immer im morphologischen, nicht aber im phylogenetischen Sinne ge-

meint). ...ist die Ansicht von NERESHEIMER über diese Gruppe eine ganz andre. Dieser Autor hält es mit HARTMANN für möglich den Begriff von den Mesozoa ganz bestimmt zu definieren... » (p. 437-438).

Et dans son dernier mémoire, l'idée d'une étroite parenté des *Haplozoon* avec les Péridiniens lui tient parfois tant à cœur, qu'il pense pouvoir s'en attribuer la conception : « Wie schon aus verschiedenen Stellen der vorliegenden Arbeit zu ersehen war, beharre ich auf meiner früheren Auffassung, wonach die *Peridinea* als die *Haplozoon* am nächsten stehenden verwandten Formen anzusehen sind » (p. 436). Sauf sur ce point, d'ailleurs tout secondaire, DOGIEL, NERESHEIMER et moi, sommes maintenant d'accord, au moins en général.

Je ne rappellerai ici, que pour être complet, que POCHE **1911** a créé dans ses « *Klassen und höheren Gruppen des Tierreichs* pour les *Haplozoon* une classe spéciale de Plasmodromes, celle des *Haplozooidea* (pourquoi pas *Catenata* qui avait la priorité ?) équivalente à celle des *Flagellata, Rhizopoda, Cnidosporidia, Sporozoa*. (Voir aussi POCHE **1913**).

Je me propose dans ce chapitre d'extraire des descriptions de DOGIEL tout ce que les *Haplozoon* présentent d'intéressant à notre point de vue, pour préciser ensuite comment je me représente leurs liens avec les autres Péridiniens parasites et en particulier les *Blastodinium* et les *Apodinium*. Les descriptions de DOGIEL sont très minutieuses et j'y renvoie le lecteur pour tous les détails dont la connaissance ne nous est pas immédiatement utile. Partout, j'userai de la terminologie, ainsi que de la notation de la sporogénèse que j'ai établie dans ce mémoire.

Haplozoon armatum DOGIEL 1906

Haplozoon armatum DOGIEL (1906, p. 895-899, fig. I-VIII).
Haplozoon armatum DOGIEL (1908, p. 418-446, pl. XXVI, fig. 1-25, et pl. XXVII, fig. 26-47).
Haplozoon armatum DOGIEL (1910. pl. XIV, fig. 30).

A la côte de Murman, sur la mer Blanche, comme aux Iles Schiergaard, près de Bergen, toutes les *Travisia forbesi* (DOGIEL dit **99** p. 100) hébergent des *Haplozoon* presque toujours par centaines. Ceux-ci se trouvent dans la région de l'intestin antérieur où débouchent les glandes œsophagiennes, fixés à l'épithélium à la manière des grégarines.

STADE UNICELLULAIRE. — C'est un élément fusiforme de 35 à 40 μ de long, renflé en son milieu, où se trouve un gros noyau, à limites imprécises, ellipsoïdal. Le cytoplasme est incolore, hyalin vers l'extrémité fixée ou céphalique (Kopfende), granuleux vers le bout libre. Tout le corps

est enfermé dans une mince cuticule incolore, soudée au protoplasme.

L'extrémité céphalique porte d'un côté un stylet rigide, très aigu,

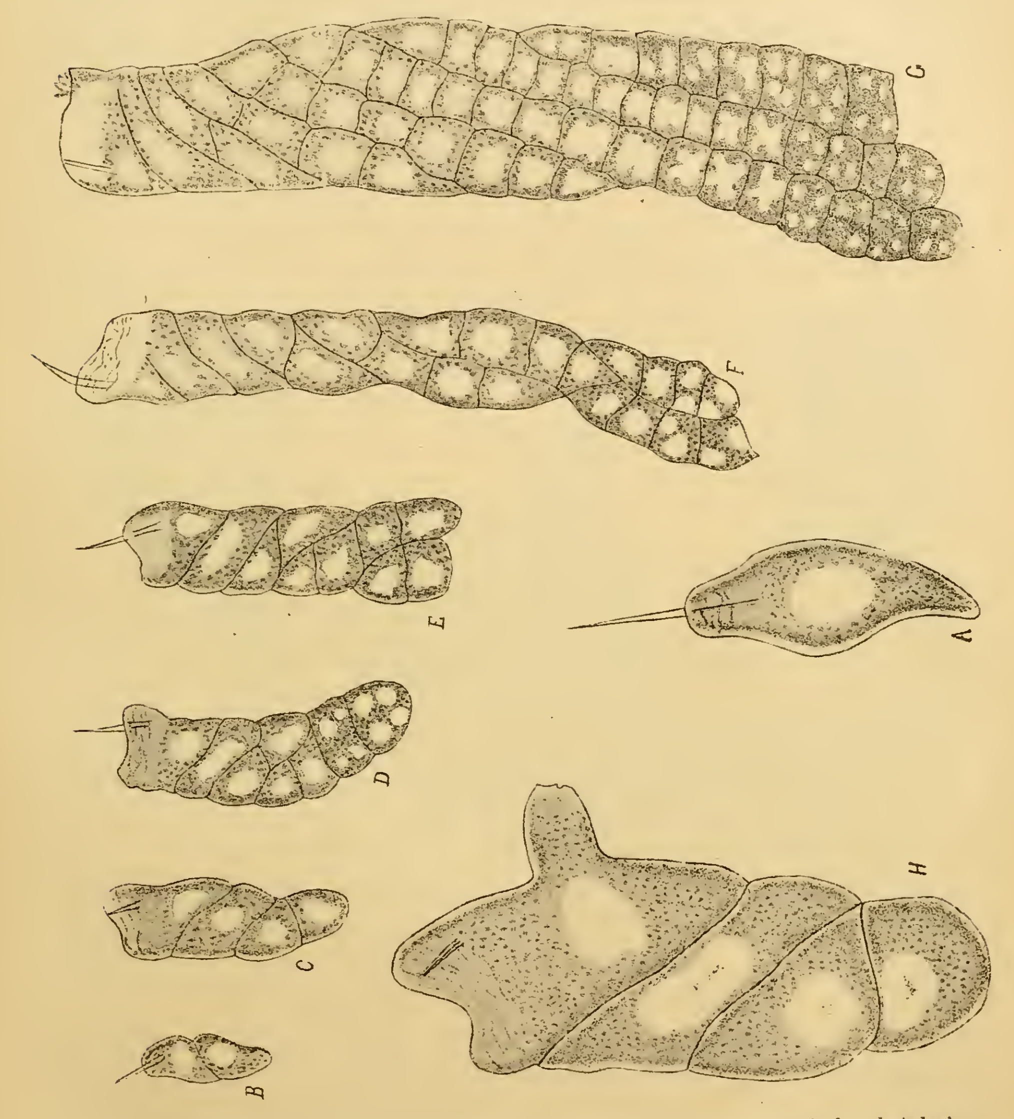


Fig. cxxiv. *im.* Dogiel (1908). *Haplozoon armatum* Dogiel ; *a*, individu unicellulaire (× 1200) ; *b*, *c*, *d*, stades à 2-4-8 cellules(× 450) ; *e*, , stades plus avancés ; *g*, à cellules déhiscentes à l'extrémité postérieure : Urgeschlechtszellen ou sporocytes. (Remarquer l'état bi-et quadriénergide des cellules postérieures) (× 450) ; *h*, individu en bourgeonnement(× 1200).

mobile, rétractile dans une sorte de gaine formée par une invagination de la cuticule, et, de l'autre côté, bien développé surtout chez les individus

plus âgés, un faisceau de pseudopodes filamenteux, non ramifiés, quelquefois animés de vibrations comme des flagelles, et faisant saillie ou rentrant dans le corps par un orifice de la cuticule. Stylet et pseudopodes pénètrent les cellules intestinales, servant à la fixation et à la nutrition. Toujours à l'extrémité antérieure, il existe des myonèmes longitudinaux, fibrillaires, grâce auxquels cette région jouit d'une assez vive contractilité.

Le corps en s'accroissant acquiert une symétrie bilatérale marquée par un léger aplatissement tel que sa section est elliptique, et qu'à l'ex-

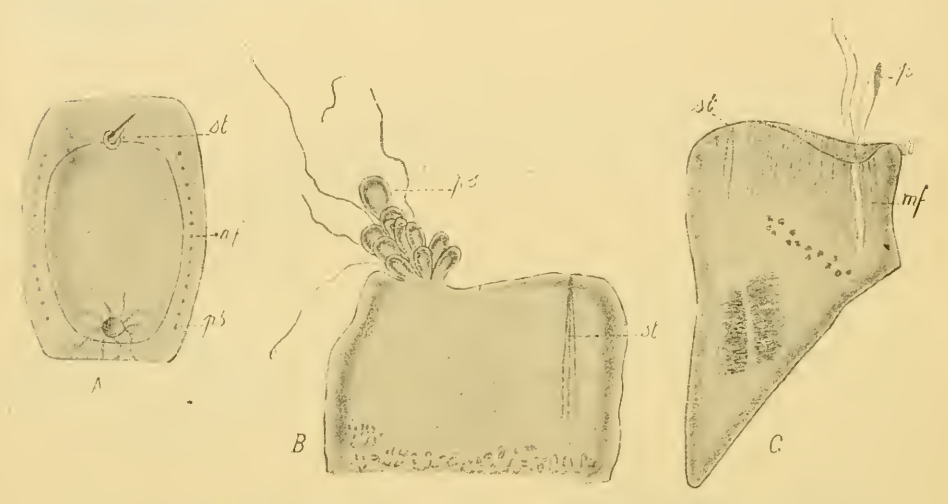


FIG. CXXV. *im.* DOGIEL (1980) *Hapolozoon armatum* DOGIEL ; *a*, figure schématique représentant la structure de la cellule céphalique : *kopfzelle* = trophocyte vue par le pôle antérieur ; *st.* stylet ; *ps*, pseudopodes ; *mf*, myofilbrlles ; *b*, structure de la cellule céphalique (trophocyte) vue de profil ; *st* stylet ; *ps*, pseudopodes en partie contractés en boules (× 1200) ; *c*, cellule céphalique vue de profil colorée au fer, *st*, stylet ; *ps*, pseudopodes ; *mf*, myofibrilles.

trémité antérieure, le stylet et les pseudopodes occupent les deux pôles de cette ellipse. DOGIEL décide de désigner comme dorsal le côté où s'insère le stylet, et comme ventral celui d'où naissent les pseudopodes.

DIVISION. — La division nucléaire survient d'abord. Puis apparaît dans la région dorsale un sillon qui circonscrit le corps et l'étrangle progressivement suivant un plan qui est incliné de 45° sur le plan transversal du corps, tout comme le plan de division du trophocyte des *Blastodinium*. Cette division intéresse la pellicule, qui ne se décolle pas du cytoplasme. Une pellicule mitoyenne, en continuité avec la superficielle est sécrétée entre les deux cellules-filles. Il en sera de même dans toutes les divisions suivantes.

Sporogénèse itérative. — Au stade à deux cellules, le parasite est composé d'une cellule céphalique ou trophocyte portant tous les organes fixateurs et contractiles, et d'un gonocyte dépourvu de toutes ces différenciations. Le développement ultérieur va se faire par la séparation périodique de nouvelles cellules du trophocyte, et par la multiplication simultanée de ces cellules, le tout correspondant à une croissance active du parasite, et à une évolution très prolongée.

Aussitôt après sa première division, le trophocyte I_2 se divise à nouveau dans le même sens, et en même temps que lui le gonocyte 1, mais celui-ci dans un sens subperpendiculaire au précédent, réalisant ainsi le stade I-1-2 où les deux sporocytes 2 ont leur axe fortement incliné sur les deux cellules I_2 et 1. Les divisions de ces cellules se continuent synchroniquement et d'une manière très régulière. Voici comment on peut résumer cette multiplication :

I_1-1
I_2-1-2
I_3-1-2-4
I_4-1-2-4-8
I_5-1-2-4-8-16
I_6-1-2-4-8-16-32.

Les divisions du trophocyte s'effectuent toujours dans le même plan transversal que la division initiale, celles des sporocytes 1-2-4-n, suivant la même inclinaison marquée par rapport à ce plan, que celle de la cellule 1. Une lame cellulaire se constitue ainsi, formée d'une seule assise de cellules, disposées en autant de files obliques qu'il y a eu de poussées. Le nombre des cellules par files doubles de l'extrémité antérieure vers la postérieure. Le parasite entier peut mesurer alors jusqu'à 300 μ, dimension qui est du même ordre de grandeur que celles de nos *Blastodinium*.

Le nombre des files peut atteindre 8, mais jamais les dernières files ne sont complètes, car leurs cellules se séparent du parasite et tombent dans l'intestin. Il est même rare de trouver, dit Dogiel, des files postérieures complètes à 16 cellules.

Dans chaque file, les cellules postérieures sont mûres et se détachent avant les antérieures. Leur cytoplasme se charge de petits globules amylacés et leur noyau est deux fois dédoublé par suite d'une avance considérable prise par la division nucléaire sur la division cytoplasmique. Dans les cellules antérieures des files et dans les files antérieures, cette avance

n'aboutit encore qu'à un état binucléé, comme chez les *Blastodinium* ou les *Apodinium*[1].

Les sporocytes postérieurs granuleux se détachent par paires. Ils sont entourés d'une fine pellicule propre. Expulsés avec les excréments du

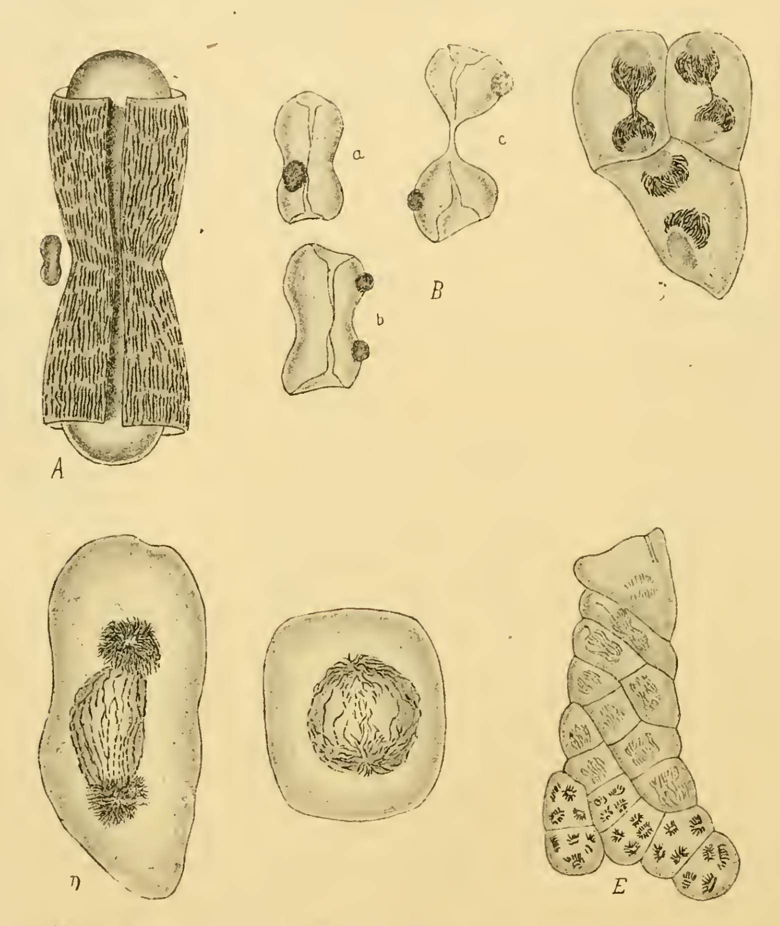


FIG. CXXVI. *im.* DOGIEL (1908). *Haplozoon armatum* DOGIEL ; *a*, schéma de la division du noyau (à comparer avec le schéma donné par CALKINS (899) de la division du noyau chez *Noctiluca*) ; *b*, *b*, *c*, *c*, images des divisions nucléaires (× 1200) ; *e*, parasite coloré *in toto* (× 450). (Comparer *c* et *d*, *e* aux caryodiérèses des *Blastodinium*).

Ver dans l'eau de mer, ils s'y altèrent au bout de très peu de temps.

BOURGEONNEMENT ? — En plus de ce mode de reproduction, qui assure

1. Je ne crois pas devoir ici insister sur les anomalies et les variations de forme des *Haplozoon*. Je n'ai pas l'intention de discuter les espèces que DOGIEL a établies et qui me paraissent très bien caractérisées. Le degré de différenciation de ces organismes est plus élevé que celui des *Blastodinium* et la spécification purément morphologique en est moins difficultueuse.

l'expansion du parasite au dehors, il existerait d'après DOGIEL une reproduction endogène par bourgeonnement. De rares *Haplozoon* présentaient sur la face dorsale de leur trophocyte un promontoire cytoplasmique que l'auteur considère comme un bourgeon. Mais il n'a jamais vu le noyau s'y prolonger, ni d'organes fixateurs s'y différencier. Il n'a pas rencontré de semblables bourgeons chez les autres espèces qu'il a étudiées. Ne sont-ce pas là de simples malformations ?

CYTOLOGIE. — Les noyaux des *Haplozoon*, tout comme ceux des *Apodinium*, des *Blastodinium*, des *Schizodinium* et des *Syndinium* sont d'une manière constante en état de division. A ce point que DOGIEL déclare n'en point connaître la forme de repos. Comme chez les *Blastodinium*, les noyaux des sporocytes les plus jeunes montrent des figures mitotiques complètes, qui passent insensiblement, à mesure que ces sporocytes vieillissent à des mitoses plus frustes, celles-ci probablement, n'apparaissant telles que du fait de la diminution de taille des éléments.

Les figures les plus complètes montrent : de nombreux chromosomes, deux sphères polaires achromatiques, des fibres rayonnant de ces sphères dans la masse du noyau, peut-être deux centrosomes, et enfin le « kernkörper » ou nucléole.

Les chromosomes, dont le nombre est toujours supérieur à 100, sont ici encore, constitués par des files de microsomes très basophiles, d'autant plus basophiles qu'ils appartiennent à des cellules plus anciennes[1]. Ces chromosomes sont associés parallèlement en une gerbe creuse entourant les sphères achromatiques, qui la dépassent à chaque pôle. Leur division consiste dans une simple scission transversale. D'un certain point de ces sphères, divergent dans la masse du noyau deux ou trois fibres au plus, que l'hématoxyline au fer fait apparaître très bien définies et fortement teintées, alors que tout le reste du noyau est déjà décoloré, de sorte, dit l'auteur, qu'elles ont plutôt l'aspect de bâtonnets que celui de fibres, Il n'y en a jamais de semblables divergeant des sphères polaires dans le cytoplasme. Rappelons tout de suite que nous n'avons rien observé d'analogue chez les autres Péridiniens parasites. Nous aurons à discuter l'opinion de DOGIEL, qui tient à considérer ces fibres comme l'équivalent d'un « fuseau central ». Et nous regardons aussi avec l'auteur lui-même, comme tout à fait incertaine la signification centrosomienne du grain sidérophile qu'on voit dans sa figure 47 au pôle d'un fuseau. Par contre, le « kern-

1. Cela est tout à fait conforme à ce que nous connaissons chez les *Blastodinium* (v. p. 217).

kö per » ou nucléole qui chez *Haplozoon armatum* réside et se divise en dehors de la masse même du noyau, me paraît bien l'homologue de ces nucléoles qui chez les *Blastodinium* se montrent entre les fibres de la figure achromatique. Il en a les affinités pour les couleurs basiques et la solubilité partielle dans les réactifs fixateurs, d'où lui vient cet aspect souvent vacuolaire et même vésiculeux que nous connaissons déjà au nucléole des *Blastodinium*.

Après que le manchon des chromosomes s'est scindé en deux masses, il persiste, les unissant, une ou plusieurs files de bâtonnets sidérophiles que l'auteur appelle chromosomes de liaison : « Verbindungschromosomen ». Cette appellation ne serait pas heureuse si elle devait impliquer une assimilation de ces bâtonnets, qui nous paraissent correspondre à un résidu fusorial avec les chromosomes vrais.

A aucun stade de son évolution, le noyau des *Haplozoon*, non plus que celui des *Apodinium*, des *Blastodinium* et des *Syndinium*, ne possède de membrane nucléaire. Les divisions se succèdent sans répit.

Les mitoses des sporocytes antérieurs se font toutes suivant le même axe. Dans les sporocytes postérieurs, elles peuvent se faire successivement dans la même cellule, suivant deux axes normaux l'un par rapport à l'autre. Nous savons qu'il en est de même chez certains *Blastodinium* (*B. hyalinum*).

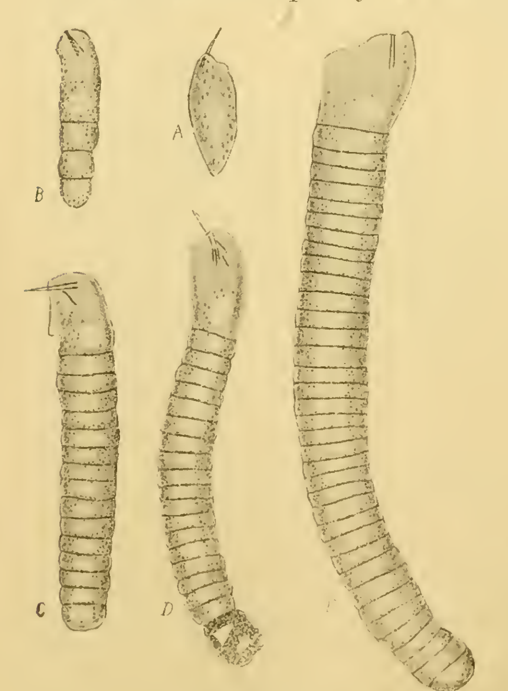


FIG. CXXVII. *im.* DOGIEL (1903). *Haplozoon lineare* DOGIEL ; *a*, individu unicellulaire ; *b, c, d, e*, stades successifs du développement. En *d* une « Urgerchlechtszelle » (sporocyte déhiscent).

Haplozoon lineare DOGIEL 1908

Haplozoon lineare DOGIEL (1908, p. 447-453, pl. XXVII, fig. 48-58 et pl. XXVIII, fig. 59-72).

Parasite dans le tube digestif de l'Annélide *Clymene* (= *Nichomache*) *lumbricalis* (auct ?) à Alexandrovsk. Au contraire du précédent, il se rencontre, généralement peu abondant, sur toute la longueur de l'intestin. Les stades jeunes sont tout à fait identiques à ceux d'*Haplozoon*

armatum, mais ils s'en différencient dès la première division, qui est normale à l'axe du corps. Comme toutes les divisions successives se font dans le même sens, aussi bien celles du trophocyte que celles des cellules suivantes, le corps du parasite se compose d'une chaîne linéaire de cellules toutes égales, aplaties en disque, et parmi lesquelles on ne peut distinguer de groupes ou de séries correspondant à des poussées successives. C'est pourquoi, vraisemblablement, DOGIEL ne nous renseigne pas sur la fréquence relative des divisions le long de la chaîne. La durée de

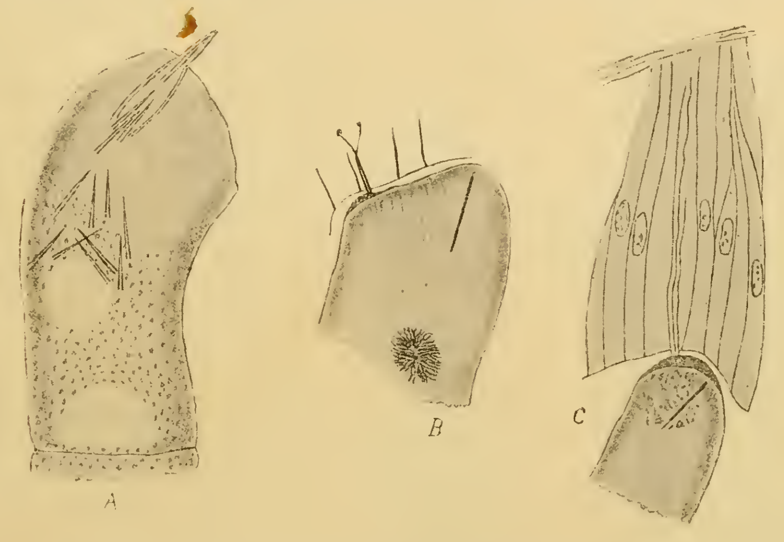


FIG. CXXVIII. *im.* DOGIEL (1908). *Haplozoon lineare* DOGIEL; *a, b, c,* cellules céphaliques (trophocytes) de divers individus. Chez *b* et *c* les pseudopodes pénètrent l'épithélium intestinal de l'hôte (×1200).

la période reste donc ici inconnue. Il semble, d'après les figures, qu'elle doive être comme chez *H. armatum* égale à l'unité. La chaîne serait donc aussi de la forme I-1-2-4-8-16-32. DOGIEL a observé ainsi des chaînes de près de cent cellules, et qui mesuraient jusqu'à 350 μ de long.

Cette disposition linéaire est le caractère principal d'*H. lineare.* Le parasite en possède un autre fort curieux : le trophocyte, qui a d'autre part la même structure que celle d'*H. armatum,* montre, outre le stylet fixateur protracté ou rétracté, engagé dans sa gaine, de nombreux stylets de remplacement disséminés sans ordre dans le cytoplasme. Malheureusement, l'auteur n'a pu assister à la disparition du stylet fonctionnel, ni au mécanisme du remplacement.

Du côté ventral, le trophocyte montre deux ou trois pseudopodes fili-

formes qui s'insinuent entre les cellules épithéliales jusqu'à atteindre la basale.

La structure intime est essentiellement la même que chez *H. armatum*. Le dualisme des noyaux est plus précoce encore chez *H. lineare*. Le trophocyte lui-même possède deux noyaux bien individualisés. Et dans les sporocytes moyens et postérieurs de la chaîne, il y a normalement 4 unités nucléaires. Mais chose curieuse, ces unités, représentées par un groupe très dense de chromosomes sont enfermées à l'intérieur d'une membrane commune, fait que l'on peut rapprocher de ceux qui ont amené HARTMANN (**1909**) à sa conception des noyaux polyénergides. Ces noyaux composés se scindent suivant un plan normal à l'axe du corps, formant deux noyaux doubles dans chaque cellule-fille.

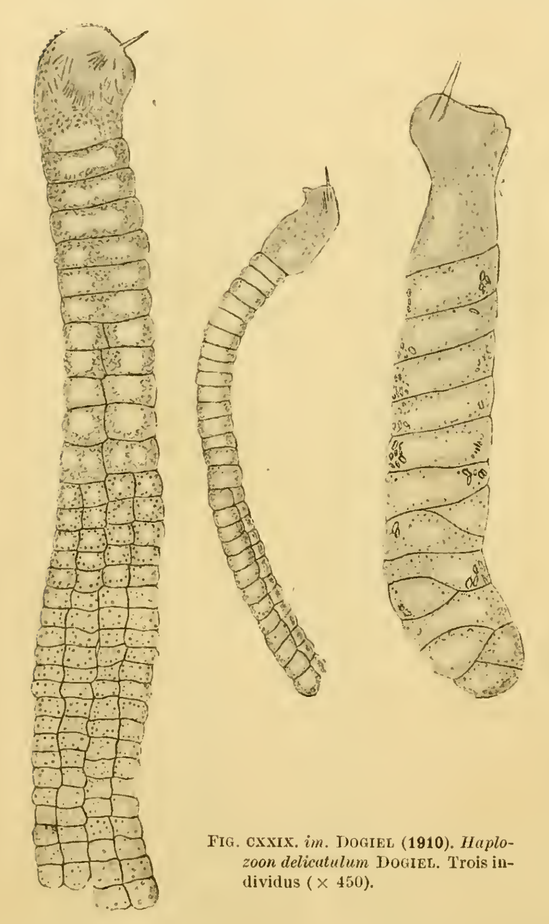


FIG. CXXIX. *im.* DOGIEL (**1910**). *Haplozoon delicatulum* DOGIEL. Trois individus (× 450).

Haplozoon delicatulum DOGIEL, 1910

Haplozoon delicatulum DOGIEL (**1910**, p. 401-405, pl. XIII, fig. 1-5).

Parasite du tube digestif d'une Annélide indéterminée de la famille des Maldaniens. Trondheim. Norvège.

Espèce se rapprochant beaucoup d'*H. lineare*. Même structure du trophocyte, dont la cuticule est finement plissée à la partie antérieure.

Le trophocyte se divise normalement à l'axe du corps, donnant naissance à une file linéaire de cellules. Mais à partir de la septième cellule environ, cette file est dédoublée par suite de la division des cellules suivant un plan longitudinal et frontal. Ces deux files sont elles-mêmes dédoublées un peu plus postérieurement par suite d'une nouvelle division

de chacune des deux cellules suivant le même plan. Les dimensions atteignent 250 μ.

La période sporogénétique n'est pas connue avec précision. Elle serait, d'après DOGIEL, inférieure à l'unité. C'est-à-dire que la cellule céphalique se diviserait 5, 6, 10 fois avant que la première cellule du corps se soit elle-même divisée. On aurait une série de la forme :

I-1-1-1-1-1----2-2-2----4-4-4-4----

A comparer la sporogénèse d'*H. delicatulum* à celle d'*H. lineare* et à considérer les figures de l'auteur, on est amené à douter de la justesse de cette interprétation. Il semble bien, en effet, que les cellules de la file simple sont capables de se diviser dans le sens transversal tout comme chez *H. lineare* avant de commencer à se scinder dans le sens longitudinal. Et ne le sont-elles pas encore après l'avoir fait ? DOGIEL, dans sa figure 3, paraît avoir saisi sur le vif de telles figures de division transversale.

Les caractères cytologiques sont les mêmes que ceux des espèces précédentes. Le trophocyte est uninucléé, les cellules suivantes sont bi- puis quadrinucléées. Dans les sporocytes postérieurs, les quatre noyaux paraissent eux-mêmes composés de quatre et même huit groupes de chromosomes.



FIG. CXXX. *im.* DOGIEL (1910). *Haplozoon ariciae* DOGIEL (× 450).

Haplozoon ariciae DOGIEL 1910

Haplozoon ariciae DOGIEL (1910, p. 405-411, pl. XIII, fig. 6-11, pl. XIV, fig. 29).

Parasite dans le tube digestif de l'Annélide *Aricia norvegica* M. SARS. Trondheim. Norvège.

Le parasite existe chez tous les individus et souvent en grand nombre.

Le trophocyte, souvent étranglé en une sorte de col, est muni d'un seul stylet, comme *H. armatum*. Il présente en outre des inclusions grasses.

Sa division s'effectue obliquement, moins cependant que chez *H. armatum*. Ce plan oblique est incliné de la face ventrale vers la face dorsale. Il se produit ainsi une file de six ou sept sporocytes,

que Dogiel considère comme étant tous issus séparément du trophocyte. Les plus anciens de ces sporocytes se divisent à leur tour suivant un plan qui coupe chacun d'eux en diagonale.

La longueur totale des individus, où le nombre des cellules n'est jamais très élevé (6 à 17 cellules) ne dépasse pas 200 μ.

La période serait donc ici encore plus petite que l'unité et la forme de la série serait :

[-1-1-1-1-1-1-2-2-2-2------

Mêmes caractères cytologiques que chez les espèces précédentes.





Fig. cxxxi. *in*. Dogiel (1910). *Haplozoon macrostylum* Dogiel; *a*, individu entier (× 450); *b*, cellule céphalique (trophocyte) (× 1200).

Haplozoon macrostylum Dogiel 1910

Haplozoon macrostylum Dogiel (1910, p. 411-413, pl. XIV, fig. 12-17).

Parasite dans l'intestin d'une Annélide indéterminée de la famille des Maldaniens. Trondheim. Norvège.

N'a été observé que chez deux individus où il était rare. Jeunes stades inconnus.

Cuticule du trophocyte finement plissée longitudinalement et ondulée transversalement. Stylet légèrement incurvé; nombreux stylets de remplacement disposés sans ordre, existant non seulement dans le trophocyte, mais encore dans la cellule suivante.

Les individus les moins développés qui aient été observés possédaient au moins 80 cellules; les plus développés, qui mesurent 250 à 300 μ, en avaient un nombre très élevé. Ces cellules sont disposées en files successives à direction subtransversale, et sont en nombre double

d'une file à la suivante, de l'avant vers l'arrière. La forme de la série est donc, comme chez *H. armatum* : I_n-1-2-4-8-16-32-64---. Cet agencement en files n'est d'ailleurs apparent que dans les deux ou trois premières, après lesquelles, les cellules paraissent associées sans aucun ordre. Elles forment une lame aplatie latéralement, mais qui à la partie postérieure est cependant composée de plusieurs assises par suite de la division des cellules selon le plan sagittal du corps, caractère qui faisait défaut chez les espèces précédentes.

Le trophocyte est uninucléé, la plupart des éléments suivants sont binucléés et tous montrent durant la division ces filaments que Dogiel a déjà signalés chez *H. armatum* et qu'il interprète, à tort selon nous, comme des fibres fusoriales.

Haplozoon obscurum Dogiel 1910

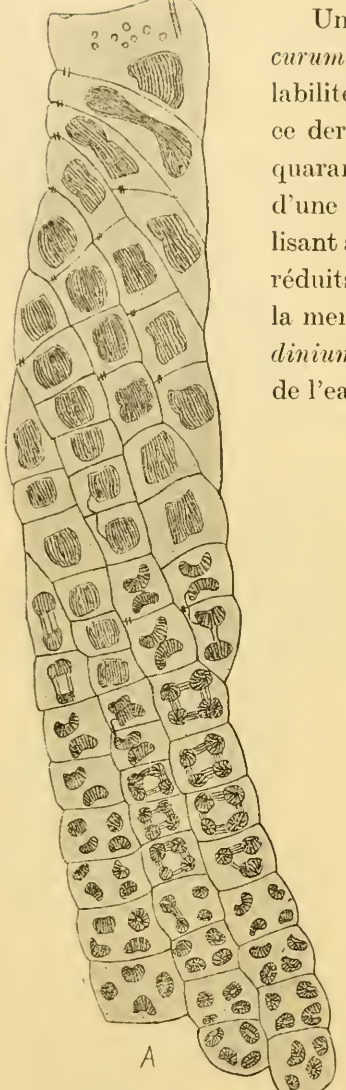
Haplozoon obscurum Dogiel (1910, p. 413-427, pl. XIV, fig. 18-28, 31-34).

Parasite de l'Annélide *Terebellides strömii* Sars à Trondheim, Norvège. Cet *Haplozoon* est strictement localisé à la région du détroit qui donne accès de l'estomac dans l'intestin, où se trouvent généralement de 5 à 15 individus groupés en faisceau.

Le trophocyte adhère étroitement par sa face antérieure qui est organisée en une sorte de ventouse, à l'épithélium creusé d'une dépression à son contact. Un seul stylet non fonctionnel. Des pseudopodes filamenteux dont la racine se prolonge dans le cytoplasme du trophocyte et jusque dans celui de la cellule suivante en passant par un pont intercellulaire. Nombreux myonèmes longitudinaux.

Les parasites peu développés rappellent de très près *H. armatum* aux stades correspondants. La forme de la série sporogénétique est la même, ainsi que l'agencement des sporocytes en files très obliques. Dans les individus plus développés, les sporocytes postérieurs se disposent en plusieurs assises par suite de divisions dans le sens sagittal, comme chez *H. macrostylum.*

Trophocyte à noyau unique, le gonocyte et les sporocytes suivants à deux, et les postérieurs à quatre noyaux. Cytoplasme très granuleux, sombre. Dans la partie antérieure du corps, les sporocytes de chaque file sont réunis deux à deux par un pont protoplasmique, vestige de la dernière scission subie par ces cellules, en rapport avec le « *Verbindung chromosom* » que Dogiel a signalé aussi chez *H. armatum.*



Un caractère d'ordre physiologique d'*H. obscurum* qui l'oppose à *H. armatum* est sa grande labilité au contact de l'eau de mer. Alors que ce dernier peut y vivre, extrait de l'hôte jusqu'à quarante-huit heures, le premier s'y altère au bout d'une heure ou d'une heure et demie, en se vacuolisant à un point tel que les éléments cellulaires sont réduits à une mince couche de cytoplasme doublant la membrane. Nous avons observé chez les *Blastodinium* les mêmes différences de sensibilité vis-à-vis de l'eau de mer, entre les diverses espèces.



FIG. CXXXII. *im.* DOGIEL (1910), *Haplozoon obscurum* DOGIEL ; *a*, individu entier (× 450) ; *b*, cellule céphalique (trophocyte) (× 1200).

Tels sont les faits principaux de l'histoire des *Haplozoon*, que nous devons à V. DOGIEL [1].

1. Il faut ajouter ici *Haplozoon clymenellæ* (g. n. CALKINS) 1915, p. 46, fig. 1-5, parasite du Maldanien *Clymenella torquata*, qui est très voisin d'*H. delicatulum* DOGIEL (cf. POCHE *Arch. f. Prostistenk.* XXXVII, p. 6-14, 1917).

Mentionnons aussi d'après F. MESNIL (*Bull. Inst. Pasteur*, XV, p. 230, 1917) l'existence chez le Spionidien *Scolelepis fuliginosa*, d'un *Haplozoon*. M. MESNIL m'a montré une préparation de ce parasite. Le matériel était trop réduit pour en établir l'identité et en faire la description.

Les Haplozoon sont des Péridiniens

I. Homologies anatomiques et physiologiques.

J'ai, chemin faisant, relevé les caractères et les analogies qui lient étroitement les *Haplozoon* aux Péridiniens, et particulièrement aux *Apodinium* et aux *Blastodinium*, et qui justifient l'opinion que j'avais émise en 1906, que ces organismes ne pouvaient être séparés dans la systématique. Dans l'historique du début de ce chapitre, on a vu que Dogiel (1909), s'était peu à peu rallié en fait à cette manière de voir. Il avait d'ailleurs étudié les Gymnodiniacées et il n'aurait pu manquer de reconnaître entre les *Haplozoon* et les Péridiniens de frappantes analogies d'organisation sur lesquelles il a insisté à plusieurs reprises dans ses mémoires de 1908 et de 1910.

Identité cytologique. — Dogiel a mis en lumière l'existence d'une uniformité structurale de l'appareil nucléaire des *Haplozoon*, des Gymnodiniacées et des Noctiluques, uniformité qui s'étend aussi aux *Apodinium*, aux *Syndinium*, aux *Schizodinium* et aux *Blastodinium*. L'étude cytologique de ces derniers a confirmé particulièrement les analogies qui existent sous ce rapport entre les Péridiniens et les Cystoflagellés.

Organes fixateurs. — Dogiel cherche à établir que les organes de fixation, stylets et pseudopodes auxquels les *Haplozoon* doivent leur habitus si particuliers ne sont point sans analogies chez les Péridiniens normaux et chez les Péridiniens parasites. Il rappelle que chez les *Podolampas* Schütt (1895) a vu un réseau de fins pseudopodes anastomosés sortir de la coque par l'orifice flagellaire et que Zacharias (1899) a fait la même observation sur *Gymnodinium palustre*. C'est de semblables pseudopodes que dériveraient les filaments fixateurs des *Haplozoon* auxquels l'auteur assimile le pédoncule des *Oodinium* (*Gymnodinium pulvisculus*) et celui d'*Apodinium mycetoides*. La discussion de ces vues trouvera sa place dans le chapitre relatif aux adaptations au parasitisme chez les Dinoflagellés.

En ce qui concerne les stylets des *Haplozoon*, l'auteur considère comme primitive la condition offerte par les espèces où ils sont nombreux : et comme secondaire, celle réalisée par les espèces où ils sont uniques. Il les considère ainsi implicitement comme des inclusions cellulaires secondairement mises au service de la fonction fixatrice, qui est elle-même une acquisition secondaire. Et comme telles, il cherche à les com-

parer à certaines inclusions cytoplasmiques signalées chez les Péridiniens tout en avouant qu'il ne leur trouve pas chez eux d'équivalents rigoureux. Il ne s'arrête guère à les homologuer aux nématocystes du *Gymnodinium armatum* et des *Polykrikos*, et préfère les assimiler aux aiguillons en faisceaux que SCHÜTT (1895) a décrit chez les *Podolampas*.

J'ai eu aussi l'occasion d'observer à Banyuls un gros *Gymnodinium* qui n'était pas rare en mai 1907 et dont le cytoplasme superficiel contenait de nombreux stylets qui, par leur disposition générale, rappelaient les trichocystes des Ciliés quoiqu'ils fussent de taille bien supérieure. Très aigus à une extrémité, ils sont franchement tronqués à l'autre. Ils sont orientés obliquement par rapport à la surface, leur pointe étant toujours dirigée vers celle-ci. Ce sont là autant de caractères qui les rapprochent des stylets des *Haplozoon*. Mais j'ai montré d'autre part (**1914** *b*) que, sous le rapport de leur mode de formation, ils ne sont pas sans rapports avec les nématocystes des Gymnodiniens armés.

On verra que les dinospores des *Syndinium* renferment aussi dans leur cytoplasme superficiel des inclusions aciculées très ténues, analogues aux trichocystes des ciliés. Il y aura intérêt à discuter les rapports de ces formations : stylets, trichocystes, nématocystes au chapitre des inclusions cellulaires, dans la deuxième partie de ce mémoire, d'autant que nous ne subordonnerons pas à cette discussion celle, qui nous occupe en ce moment, de la parenté des *Haplozoon* avec les Péridiniens. Il nous suffit ici de montrer avec DOGIEL que l'existence de stylets, comme celle de pseudopodes chez les *Haplozoon*, ne peut en aucune façon plaider contre cette parenté, puisque des formations peut-être point homologues mais tout à fait analogues se rencontrent chez des Péridiniens avérés.

MYOFIBRILLES. — Ce que nous venons de dire des pseudopodes de fixation et des stylets, nous le redirons des fibrilles musculaires qui existent dans le trophocyte de tous les *Haplozoon*, bien que DOGIEL prétende voir dans leur existence « la seule différence essentielle entre ces organismes et les Péridiniens ». De semblables différenciations structurales existent certainement chez les Dinoflagellés. J'ai pu les observer avec certitude chez *Gymnodinium obtusum*. Les stries longitudinales qui ornent le corps de ce gros Péridinien ne sont pas des lignes d'épaississement de la cuticule, mais des fibres immédiatement sous-jacentes à celle-ci d'un cytoplasme condensé doué de propriétés contractiles.

Leur contractilité se manifeste par des mouvements brusques et énergiques du corps tout entier ou d'une partie seulement de son étendue,

qui ont pour effet de modifier d'une façon passagère son galbe et son volume. A ces contractions succède une détente progressive qui ramène le corps à sa forme primitive. Ces mouvements n'ont rien de commun avec ceux que SCHÜTT (1895) a signalés chez *Gymnodinium cucumis* et d'autres Péridiniens et qui seraient dus à l'expulsion brusque d'une certaine partie du suc aqueux que contient en abondance le cytoplasme de tous les Péridiniens. Ils rappellent, au contraire, ceux que DOGIEL a vus se produire dans la cellule céphalique des *Haplozoon*.

COQUES GÉLIFIÉES. — DOGIEL attribue avec juste raison une assez grande importance à la faculté que possèdent en commun *Haplozoon* et les Péridiniens de secréter autour d'eux, particulièrement dans des conditions d'existence nocives, des coques gélifiées successives, souvent emboîtées les unes dans les autres. S'il est vrai de dire que cette propriété n'est pas l'apanage exclusif des Péridiniens (beaucoup de rhizopodes la possèdent ainsi que les Ciliés et les Acinétiens), elle en est du moins un trait caractéristique qui s'ajoute aux autres que nous venons d'énumérer.

II. VALEUR RELATIVE DES CARACTÈRES PÉRIDINIENS DES HAPLOZOON.

STRUCTURE ET DIVISION NUCLÉAIRES. — Si nous avions à ordonner selon l'importance que nous leur attribuons les caractères dinoflagellés des *Haplozoon*, nous donnerions la première place à ceux tirés de la structure du noyau et de son mode de division. Ils nous sont suffisamment connus maintenant pour que nous n'ayons pas à y revenir ici. Ce sont là des caractères ancestraux, au premier chef, qu'aucune influence extérieure n'a pu modifier, comme en témoigne leur uniformité d'un bout à l'autre du groupe, quelles que soient les conditions d'existence des formes qui le constituent. L'exemple des *Syndinium* montrera qu'ils survivent intégralement à la disparition, durant la période végétative, de tous les autres caractères qui distinguent un Dinoflagellé vrai. Et leur valeur est d'autant plus grande qu'ils ne se rencontrent en dehors des Dinoflagellés que chez les Cystoflagellés, qui leur sont si étroitement apparentés [1]. Nous considérons que les caractères du noyau et de la mitose des *Haplozoon* suffiraient à leur marquer une place parmi les Péridiniens.

LA DIVISION TRANSVERSALE DU TROPHOCYTE. — Nous donnerons

1. On retrouve des caractères cytologiques nucléaires tout à fait semblables à ceux des Dinoflagellés, chez les Radiolaires, à certaines phases de leur évolution. Mais nous soulèverons à ce sujet la question de savoir s'il n'existe point chez ces Rhizopodes des Péridiniens parasites intracellulaires comme ceux qui infestent les œufs et les protistes (p. 327).

le second rang au caractère de la division transversale du trophocyte. On sait que ce mode de scission est donné généralement comme distinguant les Péridiniens d'entre tous les Flagellés. Mais on ne peut en toute rigueur affirmer que la scission de la cellule céphalique des *Haplozoon* s'effectue dans le sens transversal, si l'on n'a préalablement défini l'orientation de cette cellule par rapport à celle de la forme flagellée, et montré qu'elles coïncident. Or nous ne possédons sur ce point aucune indication. Nous ne nous arrêterons cependant pas à cette objection, car nous avons défini cette orientation de la cellule initiale chez les *Apodinium* et les *Blastodinium* et montré qu'elle était la même que celle de la dinospore. La comparaison qui s'impose à tous égards entre les *Haplozoon*, les *Apodinium* et les *Blastodinium* entraîne pour nous la conviction que la cellule initiale des premiers est tout à fait homologue de la cellule initiale des seconds, que son orientation et le sens de sa scission sont tout à fait les mêmes que chez les deux autres parasites.

Remarquons au surplus que pour trouver dans la série des Protistes libres et parasites, une scission perpendiculaire au grand axe de la cellule, qui est en même temps l'axe de fixation, il faudrait l'aller chercher dans des groupes auxquels les *Haplozoon* ne confinent par aucun caractère : les Ciliés et les Phycomycètes.

La sporogénèse itérative. — A peine est-il besoin d'insister sur l'importance des caractères tirés des phénomènes de la sporogénèse, ceux qui nous ont frappé dès l'abord, car ils se déroulent d'une façon rigoureusement parallèle chez les *Haplozoon*, les *Apodinium* et les *Blastodinium*. Il convenait cependant de les subordonner aux précédents, car ils sont d'un ordre moins général, puisqu'ils sont le monopole de genres parasites et que par là même ils peuvent être tenus pour récemment acquis et purement adaptatifs. Nous montrerons effectivement que la polarité du trophocyte, qui est une condition du phénomène de la sporogénèse périodique, est elle-même une conséquence immédiate des rapports trophiques du parasite avec son hôte. Mais nous montrerons aussi qu'une autre condition de ce phénomène est la division transversale qui sépare dans cette cellule initiale deux cellules-filles hétérodynames.

Nous dissocierons ainsi ce caractère complexe de la sporogénèse itérative en un caractère qui est d'acquisition récente, la polarité du trophocyte propre aux parasites, et un caractère qui est de possession ancienne, actuellement générale aux Péridiniens : la division transversale, dont nous avons fait valoir l'importance dans le paragraphe précédent.

Ajoutons que par leur condition fixée, la brièveté de leur période sporogénétique, leur défaut général de pigmentation, les *Haplozoon* offrent plus d'analogies avec les *Apodinium* qu'avec les *Blastodinium*. C'est vraisemblablement pourquoi DOGIEL a complètement éliminé ces derniers de sa discussion par ailleurs très touffue, et ceci bien à tort, car dans le domaine où nous sommes, les faits ne sont pas encore si nombreux qu'on puisse en négliger.

ETAT BI- ET QUADRI-ÉNERGIDE. — Nous mentionnerons ici un autre caractère qui paraît propre aux parasites : c'est l'inhibition de la division cytoplasmique, qui aboutit chez les *Blastodinium* à un état constamment binucléé des éléments du parasite, et souvent chez les *Apodinium* et les *Haplozoon* à un état quadrinucléé. Bien que l'on doive considérer cette inhibition comme une conséquence de l'hypernutrition due à l'existence parasitaire (v. p. 421) elle tient aussi à ce fait très général chez les Péridiniens, et sur lequel DOGIEL a lui-même insisté, que leur noyau est en perpétuel état de caryodiérèse.

CARACTÈRES MINEURS. — Après les caractères majeurs, nous n'aurons plus qu'à rappeler ceux qui n'étant pas propres aux Péridiniens, n'infirment cependant pas, mais ne confirment que peu la nature dinoflagellée des *Haplozoon* : la faculté de secréter des coques gélifiées, d'élaborer des inclusions aciculées dans leur cytoplasme et de pousser des filaments servant à la fixation.

III. ARGUMENTS CONTRE LA NATURE PÉRIDINIENNE DES HAPLOZOON.

C'est le lieu ici d'examiner les arguments que l'on pourrait produire contre l'annexion des *Haplozoon* aux Péridiniens largement justifiée à notre sens par les faits que nous venons d'exposer. A la vérité, je n'en ai pas trouvé dans la discussion de DOGIEL qui puisse nous retenir.

LA FORME DES SPORES. — On n'en peut naturellement tirer aucun de l'ignorance où nous sommes de la forme définitive des spores, des « Urgeschlechtszellen », comme les appelle DOGIEL. Ce terme même implique que DOGIEL leur suppose la condition essentielle des gamètes : la motilité. Mais il n'a pas précisé quelle forme il leur attribuait. Il s'est contenté de remarquer qu'elles ont au moment de leur mise en liberté l'aspect de petits *Gymnodinium*. Il eût pu les comparer très exactement aux sporocytes des *Blastodinium* avec lesquels ils offrent en outre cette particularité commune de n'acquérir leur forme définitive que plusieurs heures après leur évacuation dans le milieu extérieur. C'est à la con-

naissance de la morphologie des spores des *Haplozoon* dont l'intérêt n'est pas à souligner, que devront tendre avant tout les efforts des chercheurs. Nous ne doutons point qu'elle confirme la place que nous donnons à ces organismes parmi les Péridiniens stricts.

« L'ÉTAT PLURICELLULAIRE ». — Il est un argument dont DOGIEL a joué beaucoup dans sa discussion, et dont il a fait le pivot de son interprétation mésozoaire des *Haplozoon*, c'est ce qu'il appelle l'état pluricellulaire de ces derniers, qu'il oppose à l'état unicellulaire des Péridiniens. Il dit par exemple : « Der gange Unterschied zwischen *Haplozoon* und *Apodinium* besteht demnach darin, dasz letzteres stets ein einzellige Organismus bleibt, indem seine Ursgeschlechtzelle sofort nach ihrer Bildung abfällt, während *Haplozoon* bereits eine hohere Stufe der Organisation erreicht hat und mehzrellig geworden ist. »

Dans la distinction qu'il établit entre l'état unicellulaire et l'état pluricellulaire, DOGIEL semble user plutôt du critérium tiré du mode d'union des cellules et de leur degré d'adhérence, que du critérium tiré du nombre même des cellules. Ce dernier le conduirait à classer trop de Protozaires parmi les Mésozoaires. Mais le premier ne nous semble pas meilleur. Ce qui fait que des cellules restent unies après la division, c'est-à-dire la constitution physique de la membrane est une chose qui varie dans un même aggrégat, avec l'âge des éléments. Nous avons vu que chez *Apodinium mycetoïdes*, contrairement à ce que dit DOGIEL, les cellules de la génération la plus ancienne restent un certain temps unies, sans autre cause que la viscosité de leur cuticule. Plus mûres, elles se séparent. Les *Haplozoon* présentent cette adhérence à un degré plus accusé Les cellules mettent plus de temps à mûrir et leur cuticule à se solidifier. L'association cellulaire est un peu plus durable ici que là, sans que cela puisse s'interpréter comme une différence essentielle.

Cette aptitude à former des agrégats n'est d'ailleurs pas propre aux Péridiniens parasites. Elle se manifeste à tous les degrés chez les Péridiniens libres, par la formation de chaînes. Dans certaines de ces chaînes les individus ne sont que lâchement unis (*Dinophysidae, Ceratium*), par simple contact des individus les uns avec les autres ; chez d'autres formes, il y a liaison protoplasmique des composants (*Ceratium candelabrum, Gonyaulax catenata*). Enfin chez *Gonyaulax series*, KOFOID et RIGDEN (1912) ont fait connaître une association en chaîne où les limites des individus, bien marquées sur le squelette, ne le sont plus du tout dans le cytoplasme qui est continu d'un bout de

la chaîne à l'autre, formant ainsi un long plasmode. KOFOID et RIGDEN considèrent les *Polykrikos* comme représentant encore une exagération de cette disposition.

IV. RELATIONS AVEC D'AUTRES GROUPES, EN PARTICULIER LES MÉSOZOAIRES.

Nous ne pouvons résumer et critiquer ici les longues dissertations auxquelles DOGIEL s'est livré, où jouent tour à tour les Coccidies et les Grégarines, les Cnidosporidies, les Ciliés, les Phycomycètes (*Blastulidium*, *Amaoebidium*), les Mésozoaires et les Métazoaires à développement schizogonique. Les comparaisons qu'il établit entre tous ces organismes sont, de son aveu même, toutes superficielles.

Pour ce qui est des relations des *Haplozoon* avec les Mésozoaires, je renvoie aux deux mémoires de l'auteur et à la critique de NERESHEIMER (**1908**). Avec ce dernier, je pense qu'il faut restreindre la compréhension des Mésozoaires aux deux groupes des Orthonectides et des Dicyémides, qui présentent entre eux de réelles affinités, faute de quoi on leur refuse toute signification, et on leur interdit d'intervenir en tant que groupe naturel dans les discussions systématiques et les spéculations phylogéniques. Je serai plus strict encore que NERESHEIMER et je distrairai des Mésozoaires les *Neresheimeria* (*Lohmanella*) et les *Amoebophrya*, pour les raisons que j'exposerai après avoir étudié les *Paradinium* au voisinage desquels la place des *Neresheimeria* me semble marquée.

III. PARASITES A SIÈGE CŒLOMIQUE

LES PÉRIDINIENS PARASITES CŒLOMIQUES ET LES PARADINIDES

Sommaire

LES *Syndinium* ET LES PARADINIDES. — Nous ne connaissons de Péridiniens parasites des cavités fermées, véritables parasites internes, que chez les Copépodes pélagiques. Ils présentent ce caractère très particulier, et inconnu jusqu'ici dans le groupe, de végéter en plasmodes

dans le coelome de leurs hôtes, à la manière des Mycetozoaires, plasmodes informes qui encombrent tous les espaces vides, s'insinuent dans tous les interstices, finalement se résolvent sans résidu, en des milliers de flagellispores.

Ces flagellispores sont de petits *Gymnodinium* turbinés incolores. Ce sont donc des *dinospores*. L'étude cytologique des plasmodes révèle la structure nucléaire caractéristique des Dinoflagellés.

Mais à côté de ces Péridiniens avérés, dont j'ai fait le genre *Syndinium* (1910), il existe dans la cavité générale des Copépodes, en partie chez les espèces mêmes où se trouvent les *Syndinium*, des flagellés plasmodiaux d'un type cytologique différent, dont les noyaux offrent une organisation intermédiaire entre celle des *dinokaryon* des Péridiniens et celle des *protokaryon* des Rhizoflagellés inférieurs (Amœbiens, Bodonidés, Trypanosomides, etc.).

Par la morphologie de leurs flagellispores aussi, ces parasites montrent des caractères intermédiaires à ceux des Euflagellés et des Dinoflagellés, et ils nous offriront toute une série de transitions du type bodoniforme au type gymnodiniforme. Le type de ces flagellés est le *Paradinium Poucheti* CHATTON 1910, parasite d'*Acartia Clausi*. Chez les *Paracalanus*, il existe au moins deux espèces différentes étroitement apparentées au type et dont l'une au moins paraît dès maintenant devoir être classée dans un genre spécial que j'appellerai *Atelodinium*. Les genres *Paradinium* et *Atelodinium* constitueront ensemble une famille naturelle, celle des *Paradinidae*, qui sera traitée dans la section réservée aux formes affines aux Péridiniens.

Nous étudierons donc ici seulement les *Syndinium*. Mais avant d'aborder l'étude du genre, une rapide esquisse de la cavité générale des hôtes est nécessaire. Elle facilitera beaucoup la compréhension du développement des parasites et de leurs rapports avec les Copépodes.

Nous y comprendrons la description des glandes génitales, surtout des gonades jeunes, que l'on pourrait être exposé à confondre avec les stades reculés de l'évolution des parasites.

C'est la cavité générale de *Paracalanus parvus*, où se rencontrent des *Syndinium* et des *Paradinium*, qui fera l'objet de cette esquisse. Celle des autres Copépodes, hôtes de Péridiniens cœlomiques, n'en diffère par rien d'essentiel.

Il faudra dire aussi quelques mots des autres parasites que l'on trouve

dans la cavité générale des Copépodes pélagiques et dont quelques-uns pourraient prêter à confusion avec certains stades des Péridiniens cœlomiques.

LA CAVITÉ GÉNÉRALE, LES GLANDES GÉNITALES DES HOTES ET LEURS PARASITES

I. Cavité générale.

La cavité générale de *Paracalanus parvus* est l'espace compris entre le tube digestif et la paroi du corps, moins ce qui en est occupé par le système nerveux, les muscles et les glandes génitales. Nous verrons que l'appareil circulatoire, bien qu'il ne soit qu'une dépendance de la cavité générale, est cependant bien individualisé.

Système nerveux. Muscles. — Le système nerveux est volumineux, mais très condensé. Il comprend de gros ganglions cérébroïdes, situés entre le cœcum digestif antérieur et la paroi du corps et de gros ganglions sous-œsophagiens qui forment avec leurs connectifs periœsophagiens une volumineuse masse percée d'un petit orifice où passe l'œsophage. Aux ganglions sous-œsophagiens fait suite une chaîne ventrale assez condensée, où les ganglions sont peu marqués.

Les muscles sont tous pariétaux. Il y a de grands faisceaux dorso-latéraux qui s'insèrent sur les segments thoraciques et s'épanouissent sur les côtés du céphalothorax. Il y a les muscles moteurs des appendices, à direction transversale qui s'insèrent sur les côtés de la tête et des segments thoraciques d'une part, et sur les premiers articles des appendices d'autre part. Au niveau des sutures des somites, il y a de larges interstices entre ces muscles transversaux, où la cavité générale est directement sous-jacente au tégument.

Appareil circulatoire. — L'appareil circulatoire se compose d'une poche contractile piriforme très mince, le cœur, situé sur la ligne médiane dorsale, au niveau de la suture du deuxième avec le troisième somite thoracique[1]. Il est percé d'une valvule postérieure et de deux valvules latérales qui empêchent la sortie du sang. En avant, une autre valvule en empêche la rentrée. Elle donne accès dans un vaste vaisseau qui suit la ligne médiane dorsale jusqu'au sommet de la tête. Là il se recourbe et double le cul-de-sac antérieur du tube digestif, et en longe jusqu'à

1. Les auteurs donnent comme caractéristique de *Paracalanus parvus* la fusion avec la tête du 1er pereionite. Cependant, chez la plupart des individus, la ligne de suture est encore apparente. Elle forme sur le profil dorsal un ressaut toujours net, au niveau correspondant à la 2e maxille.

l'œsophage la face ventrale, qu'il sépare ainsi du ganglion cérébroïde.

Au niveau de l'œsophage, il se divise en deux branches qui enserrent celui-ci, et qui s'ouvrent largement dans la cavité générale ventrale. Au point où il se réfléchit antérieurement, le vaisseau dorsal émet à droite et à gauche un gros tronc qui pénètre l'antennule et la parcourt dans toute sa longueur. Il n'y a pas d'éléments figurés en suspension dans le sang. On ne voit que de rares cellules migratrices à pseudopodes fins et longs adhérents à la paroi des vaisseaux ou aux viscères.

II. Glandes génitales.

Copépodes a deux et trois pléonites. — Il importe de bien connaître les glandes génitales, surtout aux premiers stades de leur développement pour n'être pas exposé à les confondre *in vivo* avec les jeunes plasmodes parasites auxquels elles ressemblent par leur aspect, leur volume et leur situation.

La première ébauche apparente chez l'animal vivant se montre parfois déjà au stade à deux segments abdominaux. Elle est toujours présente chez les individus à 3 pléonites où on lui reconnaît un dualisme plus ou moins accusé. Les deux moitiés peuvent même être parfaitement séparées, mais dans la suite leur fusion est toujours à peu près complète.

Cette ébauche est située toute entière dans le premier péreionite, par conséquent un peu au-dessus du cœur, entre le vaisseau dorsal et l'estomac auquel elle est attachée par des brides conjonctives, et dont elle.paraît plus ou moins solidaire. Elle est formée d'un petit nombre de gonocytes sphériques avec un gros noyau à volumineux caryosome central. Les limites des cellules se voient toujours si l'on y regarde avec quelque attention. C'est là ce qui permettra toujours de distinguer l'ébauche génitale des jeunes plasmodes. On constatera même souvent que les cellules ne se comprimant pas réciproquement laissent entre elles des lacunes bien évidentes. La différenciation sexuelle n'est pas encore nettement apparente chez l'animal vivant. Le sexe de celui-ci est cependant facilement reconnaissable chez le Copépode à 3 pléonites, aux caractères des pereiopodes de la cinquième paire. Chez la femelle, les deux pereiopodes biarticulés sont semblables. Chez le mâle, le pereiopode gauche très développé est triarticulé.

Copépodes a 4 pléonites. — Au stade à 4 pléonites, la glande piriforme ou claviforme, à pôle effilé postérieur, s'étend depuis la suture des 3ème et 4ème pereionites en arrière, jusqu'au niveau de la deuxième et même

de la première maxille en avant. Son sexe est déterminable. Nous ne pouvons décrire ici tous les aspects qu'offrent l'ovaire et le testicule au cours de leur évolution. Nous les résumerons en ceci : chez le mâle, toujours reconnaissable par ailleurs aux caractères de sa cinquième paire dont le membre gauche est maintenant 4-articulé, les éléments les plus petits occupent le pôle antérieur de la glande. Ceci parce que les divisions spermatogoniques qui réduisent la taille des éléments débutent par le pôle antérieur. Chez la femelle, il en est bien de même des divisions ovogoniques, mais celles-ci sont compensées et bien au delà par un accroissement de la taille des éléments, de sorte que ceux du pôle antérieur sont plus volumineux que ceux du pôle postérieur. En somme, à ce stade, la glande génitale sera toujours facile à distinguer des plasmodes parasites grâce à sa structure hétérogène. Chez la femelle mûre, les ovules sont si apparents, non seulement dans l'ovaire même, mais encore dans les deux cornes récurrentes qui constituent l'oviducte et encombrent les espaces libres latéraux de la cavité générale qu'il ne peut y avoir d'hésitation possible. Chez les mâles à 4 pléonites les plus âgés, l'identification du testicule se fera sans difficulté, grâce à l'existence du canal déférent, qui tirant son origine du pôle antérieur de la glande se recourbe d'abord vers la face ventrale, puis vers l'extrémité postérieure du corps, courant droit au milieu de la face latérale gauche de celui-ci, et aboutissant à l'orifice génital sur le premier pléonite (fig. 129). Mais une mue est encore nécessaire pour amener le mâle à l'état parfait.

Male a 5 pléonites. La dernière mue. Phénomènes participant de l'épitoquie. — La dernière mue s'accompagne de remaniements considérables qui constituent une vraie métamorphose.

L'abdomen est à 5 segments. Le 5e periopode gauche est à 5 articles, le canal déférent du testicule qui au stade précédent n'est le plus souvent pas visible, s'est épaissi, contourné, et il forme dans les deux derniers peréionites la matrice des spermatophores. Mais ce qui beaucoup plus que tout cela contribue à donner au mâle une physionomie particulière c'est une énorme prolifération musculaire. Les muscles ont envahi toute la cavité générale, ne respectant que l'espace occupé par l'organe sexuel. Le tube digestif est comprimé à tel point, qu'il n'apparaît plus, même dans l'abdomen, que comme un mince tractus de cellules dégénérées. Je consacrerai un travail spécial à ces remaniements somatiques qui sont en rapport avec le mécanisme de la fécondation, et dont on ne peut guère trouver l'analogue que dans l'épitoquie des Annélides polychètes.

Masses oléo-adipeuses. — Il faut encore signaler ici les masses oléo-adipeuses qui se rencontrent plus ou moins développées dans la cavité générale, le plus souvent en rapport avec le tube digestif, chez les Copépodes à 4 segments et chez le mâle mûr.

Elles sont toujours peu nombreuses. Chez la femelle, elles sont de petite taille. Elles ne se rencontrent que dans la région postérieure du céphalothorax, sans situation définie.

Il n'en est pas de même chez le mâle. Il s'y trouve d'une manière constante une grosse masse qui forme manchon autour de l'intestin dans les deuxième et troisième péreionites, et une autre plus petite, subsphérique qui se trouve au niveau correspondant à la mâchoire, intimement adhérente à la paroi de l'estomac, au-dessus de sa région glandulaire. Elle est en contact, dorsalement avec le pôle antérieur de la glande génitale. Elle occupe exactement la même situation que les tout jeunes plasmodes de *Syndinium*, qui, s'ils n'ont pas sa réfringence, ont sa forme, sa taille et son aspect homogène. La refringence très grande de la substance grasse, sa propriété de réduire fortement l'acide osmique, permettent de la caractériser très facilement.

Ces deux masses confluent presque toujours en une seule, à mesure que le Copépode avance en âge. Chez le mâle mûr, elle est fortement réduite, très comprimée et très déformée par la masse musculaire. Elle doit être en partie employée à son élaboration. Ajoutons que sur les préparations fixées et colorées, il n'y a pas de confusion possible entre les parasites et les glandes génitales.

III. Les parasites du cœlome et des glandes génitales autres que les Péridiniens.

L'étude des Péridiniens parasites des Copépodes m'a amené à la découverte d'autres parasites de ces crustacés dont il est utile de faire mention ici pour mettre les chercheurs à même de les distinguer d'emblée, soit *in vivo*, soit sur coupes, des stades des organismes qui font l'objet de cette monographie.

1° *Orchitosoma parasiticum* Chatton (1913), parasite de *Paracalanus parvus* Cl. Cet organisme qui ne peut être rapproché d'aucun être actuellement connu est localisé aux glandes génitales mâles et femelles et à leurs conduits déférents qu'il distend au point que sa masse paraît contenue dans la cavité générale du Copépode (fig. cxxxiii). Les premiers stades, non visibles *in vivo*, se trouvent d'abord dans l'épithélium ger-

minatif ou dans celui des voies déférentes de l'ovaire ou du testicule, qui sont très rapidement détruits. Ils sont dès lors complètement englobés dans un tissu fibreux réactionnel.

Ces stades sont représentés par des cellules sphériques à gros noyau nucléolé (*protocytes*) qui se multiplient par scissiparité, assurant ainsi l'encombrement total de l'organe.

Le début de l'évolution est une scission produisant deux cellules hétérodynames, dont l'une (ectocyte) s'étale sur l'autre (endocyte primaire) et la recouvre entièrement. L'endocyte se divise et se multiplie dans l'ectocyte qui, d'abord dilaté et laminé, éclate sous la poussée des endocytes primaires agrégés en morula massive. L'ectocyte rejeté dégénère, tandis que les endocytes périphériques de la morula prolifèrent, produisant des cellules indépendantes (*mésocytes*) qui s'accumulent autour d'elle sans se souder, et se multiplient très rapidement en réduisant leur taille. Les endocytes secondaires, eux, ne font plus que s'accroître. Ils s'organisent en une assise cellulaire, véritable épithélium, prismatique d'abord, cubique ensuite, qui limite une cavité centrale sphérique (*cavité entéroïde*) qui s'amplifie elle-même et devient ellipsoïdale. Dans cette cavité chacun des endocytes pousse un faisceau de longs flagelles, agglutinés en membranelle, qui s'insère près du noyau sur un plateau sidérophile représentant un agrégat de blépharoplastes.

Autour de cette vésicule centrale, les mésocytes, devenus extrêmement nombreux et très petits, forment une écorce épaisse et dense. Chacun d'eux, petit corpuscule ovoïde, pousse un long flagelle. Il a alors l'aspect d'un spermatozoïde.

La cavité entéroïde s'est encore accrue, les endocytes se sont aplatis, surtout à l'un des pôles de la vésicule où celle-ci affronte la surface libre de l'écorce mésocytaire. Là un orifice se perce, qui fait communiquer la cavité entéroïde avec celle virtuelle de la loge fibreuse. A ce stade j'ai vu plusieurs fois le sac formé par les endocytes se dévaginer brusquement et se retourner complètement en enfermant les mésocytes. Les endocytes, à la périphérie, membranelles en dehors, impriment à toute la masse un mouvement de rotation dans la loge. Mais ce processus n'est pas constant. Qu'il soit ou non, la fin de l'évolution est la même : dissociation de l'assise des endocytes, résolution de leurs membranelles en leurs flagelles constituants, division brusque et multiple du corps en petits flagellés ovoïdes semblables aux mésocytes mûrs. Ces éléments sont finalement expulsés par les voies génitales.

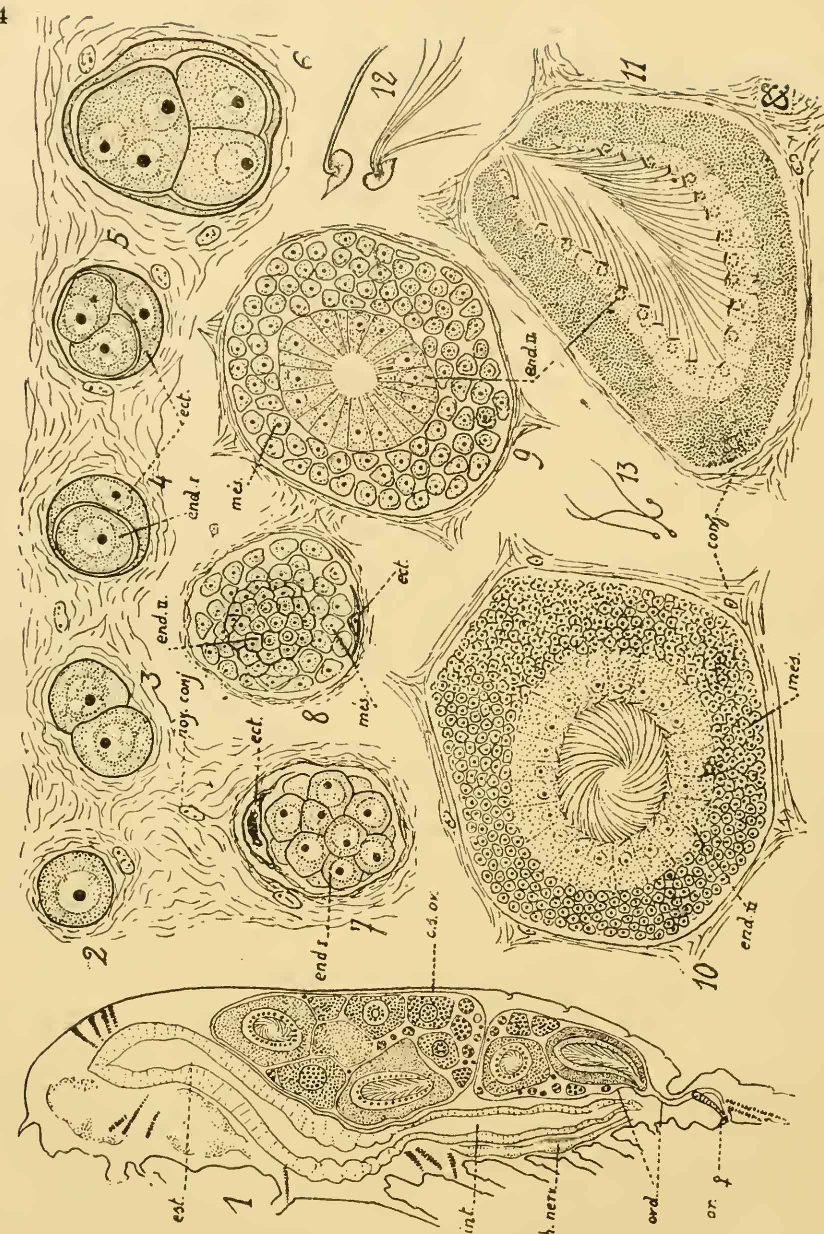


Fig. cxxxiii. *Orchitosoma parasiticum* Chatton (1913). 1. *Paracalanus parvus* ♀ × 130 en coupe subsagittale montrant son ovaire infecté : *c. s. ov.*, cul-de-sac ovarien médian ; *ovd.*, oviducte ; *or.* ♀, vulve ; *est.*, estomac ; *int.*, intestin : *ch. nerv.*. chaîne nerveuse. 2-13. Stades évolutifs du parasite dans le tissu réactionnel *conj.* : 2. Protocyte ; 3. Scissiparité ; 4. Différenciation en ectocyte et en endocyte primaire ; 5-6. Multiplication des endocytes primaires dans l'ectocyte ; 7. Morula d'endocytes primaires, dégénérescence de l'ectocyte. Figures ci-dessus × 1200 ; 8. Prolifération des mésocytes à la périphérie de la morula d'endocytes (endocytes secondaires) ; 9. Organisation des endocytes II en épithélium. Apparition d'une cavité entéroïde ; 10. Membranelles flagellaires des endocytes ; 11. Ouverture de la cavité entéroïde à la surface du corps. Mésocytes transformés en flagellispores ; 12. Dissociation des membranelles des endocytes épars, avant la résolution de ceux-ci en flagellispores ; 13. Flagellispores. (Ces dernières figures × 700).

Ces formations existent chez les femelles comme chez les mâles. A Banyuls, elles ne se présentent qu'en été, très abondantes (chez 30 pour 100 d'hôtes) les années chaudes, très rares les années fraîches.

Elles ne peuvent d'aucune façon être confondues avec la spermatogenèse du Copépode. S'agirait-il d'une spermatogenèse supplémentaire saisonnière ? Remarquons qu'un tel processus est inconnu chez les Copépodes. *Paracalanus parvus* serait seul à le présenter. Ce processus se produirait chez des mâles en pleine spermatogenèse, chez des femelles en pleine ovogenèse, avec inhibition complète de ces phénomènes sans aucun de ces retentissements qu'a sur le soma du mâle la spermatogenèse normale et avec des caractères histologiques et cytologiques très différents de cette dernière ? Autant de caractères qui nous éloignent des cas de double spermatogenèse actuellement connus.

La constance et la régularité de l'évolution, la proportion élevée et fonction de la température, d'individus présentant ces formations ne permettent pas de penser à quelque développement aberrant d'inclusions embryonnaires.

La façon dont ces formations se substituent au tissu génital, leur multiplication endogène, la réaction fibreuse qu'elles provoquent, leur présence chez les deux sexes, leurs variations saisonnières et climatiques m'ont amené à la conviction qu'elles sont d'un parasite.

Je renvoie à la note que je lui ai consacrée (**1913**) pour l'interprétation de sa structure et de son développement et pour la discussion de sa nature.

Qu'il me suffise de dire ici qu'il n'en offre aucune avec les Dinoflagellés ou les Paradinides. On l'en distinguera facilement à tous ses stades de ceux de ces derniers qui sont parasites du cœlome des Copépodes.

Aux stades jeunes, *Orchitosoma* s'en différencie par sa localisation strictement génitale, alors facile à reconnaître. Aux stades moyens et avancés, alors qu'il pourrait, à un examen superficiel, paraître siéger dans la cavité générale, le cloisonnement de la masse et la structure caractéristique de chaque compartiment ne permettent aucune confusion.

2º Genre *Ichthyosporidium* ? Caull. et Mesnil (**1905**), parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* Cl., de *Clausocalanus arcuicornis* Dana et d'*Acartia Clausi* Giesbr.. Ce parasite, qui n'est pas très commun et que je n'ai pas jusqu'ici spécialement étudié, se présente sous forme de tubes non cloisonnés de fort calibre (20 μ) ramifiés dans toute la cavité générale de l'hôte. Ils sont protégés par une mince cuticule lisse et contiennent un grand nombre de noyaux vésiculeux à gros caryosome

(type *protokaryon*). Ces tubes sont parfois chargés de grosses inclusions réfringentes, d'autres fois colorés en jaune-orangé. A maturité ce plasmode se résout en une grande quantité de spores uninucléées, à noyau excentrique[1], polyédriques par pression réciproque, de 4 µ 5 de diamètre, et que j'ai rarement vues dissociées. Il est probable

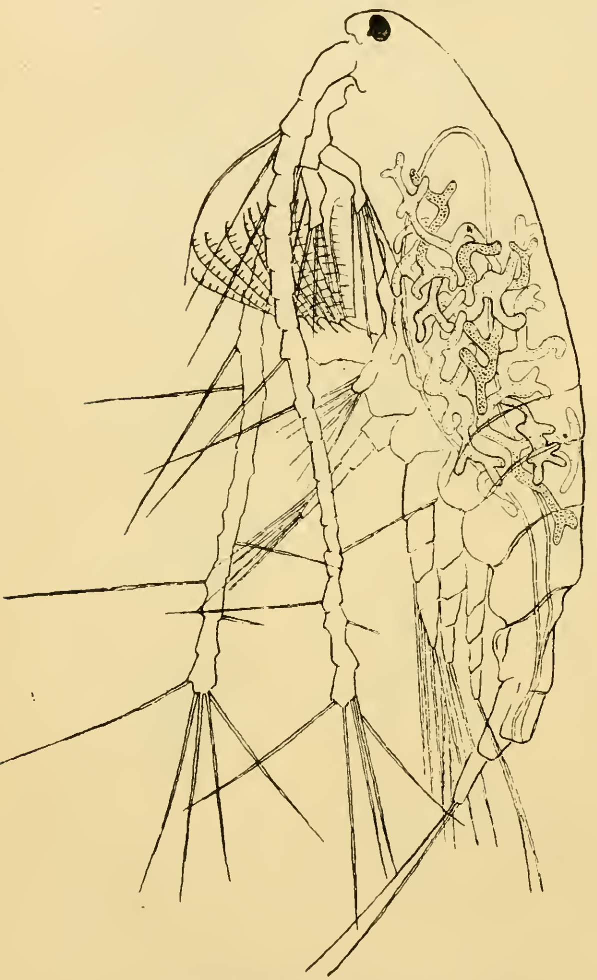


FIG. CXXXIII *bis*. *Acartia clausi* parasitée par une Haplosporidie (*Ichthyosporidium* sp.) (× 65).

FIG. CXXXIII *ter*. *Acartia clausi* infestée par un jeune plasmode d'*Ichthyospordium* sp. encore localisé au contact de la paroi stomacale. L'œsophage n'est pas représenté (× 125).

que cette dissociation n'a lieu normalement qu'après la mort de l'hôte. Les stades les plus jeunes sont constitués par un bouquet de tubes très courts et déjà ramifiés toujours au contact de l'intestin, et l'enserrant souvent

1. Cette disposition des noyaux rappelle celle de *Bertramia asperospora* des Rotifères (Voir figure de CAULLERY et MESNIL (1905).

comme dans une sorte de corbeille, ce qui semble indiquer qu'ils résultent de la germination d'une spore au niveau de la paroi intestinale.

Même à ce stade jeune, ce parasite ne peut être confondu avec les plasmodes de flagellés étudiés dans ce chapitre.

Ce sont des parasites analogues ou identiques qu'APSTEIN (1911) a mentionné sous les chefs *Parasit* 7 de *Calanus finmarchicus*, *Parasit* 10



FIG. CXXXIV. A gauche, fragments d'un plasmode de *Clausocolanus arcuicoris*, les uns indivis, les autres en sporulation (× 360); à droite, plasmode en sporulation et spores dissociées (× 950); près de sporuler et éléments isolés (× 850).

de *Calanus* (sp. ?). Quoique APSTEIN ait cru pouvoir rapprocher son *Parasit* 6 des *Ichthyosporidium* de CAULLERY et MESNIL, l'attribution de celui-ci aux *Haplosporidies* me paraît beaucoup plus douteuse que celle des précédents. Il s'agirait plutôt à mon avis, autant que je puis en juger d'après l'esquisse de l'auteur, de stades jeunes d'*Atelodinium.*

3° *Pleistophora sp.* (Microsporidie), parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* CL. Aux stades sporulés la cavité générale des Copépodes est encombrée de spores qui donnent à l'hôte, vu par réflexion, un aspect blanc crayeux, et très opaque lorsqu'il est vu par transparence. La région dorsale et les interstices musculaires des somites abdominaux sont particulièrement infiltrés. Ces spores sont ovoïdes à pôle anté-

rieur obtus. Elles mesurent 3 μ 5 de long sur 1 μ 7 de plus grand diamètre.

A ce stade la nature du parasite est manifeste. Il n'en est pas de même lorsque la sporulation n'est point commencée. Le plasmode peut être alors confondu *in vivo* et sur coupes avec celui d'un *Atelodinium* surtout celui d'*Atelodinium microsporum*. Seule la constatation des *blastodes*, propres aux Paradinides permet de faire la distinction.



Fig. cxxxiv *bis*. Spores de *Pleistophora*, de la cavité générale de *Paracalanus parvus* (× 1300).

4° Des bactéries qui encombrent d'une culture dense la cavité générale des *Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Acartia*, et l'obscurcissent comme font les plasmodes syndiniens. Cette apparence a été une cause d'erreur lorsque je ne soupçonnais pas encore l'existence des *Syndinium*, en me faisant quelque temps méconnaître ceux-ci (p. 289).

5° Des levures du genre *Monospora* Metchnikoff (1884), caractérisées par leurs asques aciculaires monosporés, mélangés dans la cavité générale de l'hôte aux formes bourgeonnantes. Ce parasite n'a été trouvé que très rarement chez *Paracalanus parvus*. N'est à confondre avec aucun flagellé parasite (fig. cxxxii *d*).

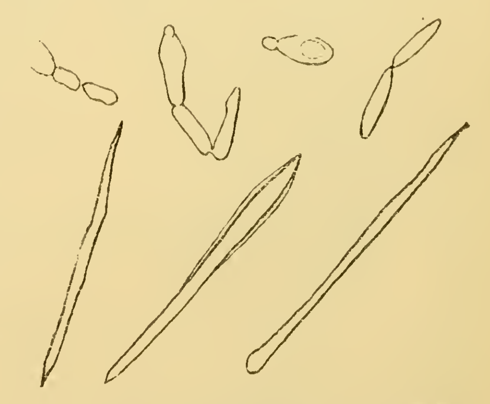


Fig. cxxxiv *ter*. Formes levûre et asques d'une *Monospora* parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* (× 1300).

6° Des larves de distomes libres dans la cavité générale des *Paracalanus* et des *Clausocalanus*. Aux stades où les ventouses ne sont pas encore différenciées elles peuvent un instant en imposer pour des masses plasmodiales. Mais même à ce stade leur forme est toujours assez bien définie, leur contractilililité assez apparente, pour permettre de les identifier comme embryons de trématodes.

Canu (1892) a figuré un trématode semblable dans la cavité générale de *Clausia elongata* Bœck et l'a rapporté au genre *Apoblema*.

Genre SYNDINIUM Chatton 1910

Fig. 41, pl. IV; 128-135, pl. XII; 136-151 *bis*, pl. XIII; 152-160 *bis*, pl. XIV.

Syndinium Chatton (1910 p. 654).
Syndinium Chatton (1911, p. 475).

Espèce type du genre : *Syndinium turbo* Chatton 1910.

Sommaire

Comment se sont présentés les *Syndinium* chez les Copépodes. — Les hôtes des *Syndinium* sont ces mêmes Copépodes : *Paracalanus parvus* Cl., *Clausocalanus arcuicornis* Dana, *Corycæus venustus* Dana, qui sont déjà si richement parasités par divers *Blastodinium*. La recherche de ceux-ci devait mener à la découverte de ceux-là. Mais ce ne sont point les stades végétatifs, parasites dans le cœlome, qui retinrent tout d'abord mon attention. J'avais bien remarqué dès le début de mes recherches certains *Paracalanus* dont la cavité générale, si translucide chez les individus normaux, était obscurcie à tel point qu'on ne voyait plus ni le tube digestif ni même la musculature. Mais cet aspect, je l'avais observé communément chez les Cladocères d'eau douce, chez les Daphnies en particulier, et je m'étais rendu compte qu'il était dû chez ces Crustacés à la pullulation de bactéries dans les tissus. Quelques examens de *Paracalanus* écrasés, quelques frottis colorés de leur contenu, m'avaient persuadé que j'avais affaire à une infection de même nature. Ce qui sort d'un *Para-*

calanus à *Syndinium* lorsqu'on l'écrase est une massse informe qui diffuse aussitôt dans l'eau de mer et s'y résout partiellement en une infinité de granules animés d'un vif mouvement brownien. Ce que l'on colore sur les frottis est un coagulum très chromatophile semé d'amas plus chromatiques encore, de granules ou de petits bâtonnets que l'on pouvait prendre pour des bactéries. J'avais donc négligé ces *Paracalanus* à corps opaque. Une autre observation d'abord indépendante de celle-là m'y ramenait plus tard.

A plusieurs reprises, j'avais vu apparaître et se répandre, nombreux et très mobiles dans les bocaux de pêche, de petits Péridiniens nus et incolores, d'une forme turbinée très caractéristique. Jamais je n'en avais observé de semblables dans les pêches qui sortaient du filet pélagique. Leur taille était d'ailleurs telle qu'ils n'y eussent point été retenus.

Et c'est surtout vers la fin de l'après-midi qu'ils se montraient souvent en nuées considérables. Il n'y avait donc point à douter qu'ils prissent naissance dans le bocal même. Leur nombre, la soudaineté de leur apparition, leur taille égale, indiquaient qu'ils procédaient d'une sporulation multiple mettant en liberté un grand nombre de spores à la fois, et non pas d'une multiplication à l'état libre par divisions binaires répétées. On ne voyait d'ailleurs point de ces gymnodiniens en division. Il était naturel de supposer qu'ils n'étaient autre chose que les dinospores de quelque *Blastodinium* incolore. *B. hyalinum* était alors commun chez les *Paracalanus* et les *Clausocalanus* et c'est à lui que j'attribuai la production de ces petits Péridiniens.

Dans le sédiment des bocaux, je pus trouver, effectivement, des dépouilles de *Paracalanus* contenant encore en plus ou moins grand nombre de petits Péridiniens identiques à ceux qui nageaient. Tout ceci confirmait en somme qu'un *Blastodinium* leur donnait naissance. Et c'est avec cette conviction que je terminai ma campagne de 1908. Je ne soupçonnais pas à cette époque qu'il pût exister chez les *Paracalanus* que j'avais tant regardés, des Péridiniens sous une autre forme que celle des *Blastodinium*.

Je revins à Banyuls en juin 1909 avec le projet d'étudier par le menu ce que je pensais être la sporogénèse de *B. hyalinum*. L'un de mes premiers soins fut de conserver en chambre humide des *Paracalanus* infestés de ce Péridinien pour en observer la sporulation. Je fus surpris de n'obtenir que très difficilement quelques dinospores mobiles qui n'évoluèrent point jusqu'à acquérir leur forme définitive. Les Copépodes mouraient, seuls les feuillets périphériques des parasites se résolvaient en sporocytes nor-

maux, les feuillets centraux et le trophocyte dégénéraient ou subissaient une segmentation incomplète, le tout dans le tube digestif plus ou moins désagrégé du Copépode. Il y avait là un mélange d'éléments de toutes tailles, de toutes formes, englué de bactéries, qui n'offrait rien de comparable à la masse de jolies spores, uniformes, toutes mobiles que j'avais vue l'année précédente remplissant la carapace proprement vidée des *Paralanus*.

D'ailleurs, si les *Blastodinium* incolores étaient alors communs, les petits Péridiniens ne se montraient point dans les conditions où précédemment je les voyais apparaître. Leur souche n'était donc point celle que j'avais présumée. Le souvenir des *Paracalanus* à cavité générale obscure me revint alors à l'esprit. Il ne s'en trouvait pas à cette époque dans les pêches. Ce ne sont d'ailleurs pas eux qui me fournirent la clef de l'énigme. A la fin de ma campagne de 1909, le 22 août, il vint à la côte un essaim de *Corycœus venustus* dont un grand nombre d'individus offraient, et d'une manière encore plus accusée, le même aspect sombre que les *Paracalanus*. Il me suffit d'en conserver quelques-uns en chambre humide pour, au bout de deux à trois heures, voir la masse obscure du plasmode aux différents stades de l'individualisation des spores et assister à la mise en liberté de celles-ci. Cette année là, je n'eus plus de *Paracalanus* infestés de *Syndinium*, mais dès le début de mes vacances de 1910, dans la seconde moitié de septembre, j'eus un matériel abondant de ces parasites qui me permit d'étudier leur développement.

Mais cela n'allait pas encore sans difficultés. Les *Syndinium* ne sont pas, je l'ai dit, les seuls parasites du cœlome des *Paracalanus*. Ceux-ci ont souvent leur cavité générale envahie, non seulement par certains des parasites que j'ai signalés plus haut, mais aussi par les plasmodes de plusieurs Paradinides qui seront étudiés plus loin, et dont ils sont fort difficiles à différencier. C'est pourquoi il faudra faire une étude très détaillée des stades plasmodiaux des *Syndinium*, tels qu'on peut les observer chez les Copépodes vivants, et l'illustrer de nombreuses figures. De même en ce qui concerne les Paradinides. On fera plus facilement ainsi distinction et comparaison des deux genres.

C'est comme je l'ai dit, surtout chez *Paracalanus parvus* que j'ai fait l'étude la plus complète des *Syndinium*. Le parasite de *Corycœus venustus* ne m'est connu qu'aux stades avancés et par ses spores. Je n'ai pu distinguer ce parasite par aucun caractère et je le range provisoirement dans la même espèce : *S. turbo*.

Il y a chez *Clausocalanus arcuicornis* un *Syndinium* dont je n'ai observé que les stades moyens du développement. Son plasmode présente certains caractères spéciaux, qui, sans me le faire considérer comme une espèce autonome · écessitent d'en traiter à part.

Enfin, certains parasites (Parasit 9, P. 12, P. 18) observés par Apstein (1911), chez *Calanus finmarchicus* sont, tout au moins l'un d'entre eux (P. 18), des *Syndinium*.

Polymorphisme. — La question du démembrement possible de l'espèce *S. turbo* n'est pas à envisager seulement du point de vue de la spécificité parasitaire. Elle se posera aussi pour les parasites d'une même espèce de Copépodes. Si toutes les spores qui naissent d'un même plasmode sont toujours semblables entre elles, il n'en est pas de même des spores issues de deux plasmodes, ou, ce qui est la même chose, de deux Copépodes différents.

Il y a en effet, chez *Paracalanus parvus*, par exemple, des plasmodes à macrospores et des plasmodes à microspores. Et ces dernières se présenteront encore à nous, sous deux aspects différents ! La signification du polymorphisme des spores chez les *Syndinium*, et chez les *Paradinium* où des faits de même ordre existent, est un des problèmes qui s'offriront aux chercheurs futurs. Le temps que sa solution eût exigé m'aurait conduit à retarder encore la publication de ce travail. J'en serai donc réduit à n'exposer relativement à ce point que des hypothèses.

Syndinium turbo Chatton 1910

Mêmes figures que pour le genre, moins la fig. 135.

Syndinium turbo Chatton (1910, p. 654).

Type de l'espèce, parasite dans la cavité générale de *Paracalanus parvus* Cl., à Banyuls-sur-Mer. Eté. Automne. Fig. 41, pl. IV; 130-134, pl. XII; 136-144, 148, pl. XIII; 152-160 *bis*. pl. XIV.

Hotes. Fréquence. Indice d'infection. — J'ai déjà, en étudiant *Blastodinium spinulosum*, parlé des conditions dans lesquelles *Paracalanus parvus* se rencontrait dans le plancton de la baie de Banyuls.

A la fin de l'été et en automne, les seules saisons où je me suis trouvé à Banyuls, depuis que je connais les *Syndinium*, ceux-ci se montrent avec plus ou moins d'abondance chaque fois que les *Paracalanus* sont eux-mêmes en nombre dans le plancton. J'ai pu compter le 27 août 1911 62 *Paracalanus* de tout âge parasités par des plasmodes à tous les stades

sur 300 examinés, soit environ 20 p. 100. La proportion est donc considérablement plus élevée que pour celle des *Paracalanus* hébergeant les divers *Blastodinium*.

Corycœus venustus est souvent parasité par des plasmodes qui ne peuvent être différenciés, non plus que leurs dinospores, du parasite des *Paracalanus*. Ces Copépodes ne sont pas rares en fin septembre et octobre. Et ils sont quelquefois parasités dans une assez forte proportion. Mais à cause du peu de transparence de leur corps, ils se prêtent beaucoup moins bien que *Paracalanus parvus* à l'étude de l'évolution du parasite, surtout aux stades jeunes.

I. Stades encapsulés et subsphériques.

Aspect. Forme. Concrétions. — Le stade le plus jeune que j'ai pu observer se trouve déjà dans la cavité générale du Copépode, mais encore en rapport intime avec le tube intestinal (fig. 130 et 136). C'est un globe hyalin, translucide, peu réfringent, homogène. Sa forme fondamentalement ellipsoïdale est généralement altérée par une constriction équatoriale qui lui donne un galbe en biscuit. Il mesure 30 μ environ de diamètre. De sa structure rien n'apparaît, que parfois de vagues indices de la présence d'alvéoles sphériques ou ellipsoïdales, non contiguës, qui, nous le verrons, représentent les noyaux, plus clairs que le cytoplasme qui les sépare. Mais cet aspect, rare d'ailleurs, est toujours aux limites de la visibilité distincte. Il n'en témoigne pas moins que dès ce stade très reculé, l'état plasmodial est déjà réalisé. Les seuls éléments figurés que contienne le parasite sont de petites concrétions formant un ou plusieurs groupes peu nombreux en des points quelconques de la masse. Elles existent chez la plupart des parasites.

Situation au contact de l'intestin. Nombre. — Le jeune plasmode est toujours en contact intime avec le tube digestif (fig. 130-132). Je n'ai vu à cette règle qu'une seule exception : le parasite était inclus dans l'épaisseur même de la chaîne nerveuse ventrale au niveau de la deuxième maxille. Dans tous les autres cas, les jeunes plasmodes sont accolés à la paroi intestinale et paraissent mêmes souvent partiellement enclavés dans son épaisseur. Leur siège de beaucoup le plus fréquent est à la partie dorsale de l'estomac en pleine région glandulaire, là précisément où nous avons signalé chez les mâles, la plus petite des deux masses oléo-adipeuses, un peu au-dessus de l'ébauche génitale. Mais ceci est loin d'être une règle absolue. Le parasite peut se trouver non seule-

ment en un point quelconque de la région glandulaire de l'estomac, mais en n'importe quel point antérieur à celle-ci, sur n'importe quelle face. Je ne l'ai observé que très rarement sur la région inférieure de l'intestin, jamais sur l'intestin abdominal.

C'est aussi une règle à peu près générale qu'il soit unique chez son hôte. J'ai cependant noté à cela quelques exceptions. Les deux parasites ne sont pas toujours exactement au même stade. Ils peuvent être contigus, ou au contraire siéger en des points très éloignés. Dans l'un des deux cas, l'un des parasites était sur la région glandulaire, l'autre sur le cul-de-sac antérieur.

Capsule. — Quelque soit sa situation, le parasite est toujours enfermé dans une capsule qu'il ne remplit qu'incomplètement[1] (fig. 136). Cette capsule paraît être en continuité avec l'épithélium intestinal, et l'on a souvent l'impression que le parasite est intraépithélial. La capsule est généralement très mince, mais quelquefois, plus épaissie, elle montre une texture fibrillaire. J'avais cru d'abord qu'elle représentait la basale épithéliale de l'intestin, distendue par le parasite. Mais il n'en est rien. L'étude des coupes seules nous permetta de préciser sa nature. A sa surface se voient fréquemment des cellules migratrices.

Croissance. Disparition des concrétions. — A un stade un peu plus avancé, le parasite accru remplit sa capsule qu'il distendra de plus en plus (fig. 131). La constriction équatoriale a disparu. Il a généralement résorbé ses concrétions, et ses noyaux sont devenus plus apparents sous forme de taches claires, sphériques ou ellipsoïdales de 10 à 12 μ de diamètre dans lesquelles, à un fort grossissement, l'on peut distinguer une sorte de spirème et un au plus deux très petits nucléoles. Mais ce sont là choses difficiles à voir, et bien souvent même les noyaux ne sont pas apparents.

Ces stades se rencontrent indifféremment chez des *Paracalanus* à 2, 3 ou 4 segments abdominaux. C'est cependant chez les individus à 3 segments qu'ils prédominent. Chez tous les individus déjà pourvus d'une ébauche génitale, qui sont parasités, même par les *Syndinium* les plus jeunes, la glande sexuelle montre des signes manifestes de dégénérescence. Les cellules, qui ne se compriment plus réciproquement, forment à l'intérieur de l'enveloppe de la glande devenue bien visible par suite de la contraction du contenu, une masse morulaire plus ou moins régulière (fig. 130-131-132).

1. Cette capsule était même présente chez le jeune *Syndinium* observé dans la chaîne nerveuse.

La croissance du plasmode continue, et de pair avec elle la multiplication nucléaire. Le parasite peut encore conserver très longtemps sa forme subsphérique. J'ai trouvé des plasmodes qui la présentaient encore, alors qu'ils mesuraient déjà 80 μ de diamètre.

II. Envahissement de la cavité générale.

Généralement lorsque le plasmode sphérique atteint de 20 à 30 μ la physionomie du parasite se modifie, et l'on peut observer alors des aspects très variés, qu'il est plus facile de figurer que de décrire.

L'un d'eux mérite d'être signalé tout d'abord, bien qu'il soit rare, car il paraît correspondre au stade où le plasmode est près de rompre sa capsule et de se répandre dans la cavité générale. Il est représenté par la figure 132. C'est une masse assez comprimée, qui a conservé une surface lisse et de courbure régulière, mais qui présente une structure d'apparence cloisonnée dans le sens radiaire. Je ne sais pas encore à quel phénomène correspond semblable apparence.



Fig. cxxxv. *Syndinium turbo* chez *Paracalanus parvus*. Stade d'extension du plasmode suivant de près la disparition de la capsule (× 150).

Disparition de la capsule. — Les figures 132 et 133 représentent deux autres aspects qui correspondent à des stades où le plasmode n'est plus contenu par sa capsule disparue. Je n'ai pu savoir comment se faisait cette disparition. Il semble que ce soit par résorption car on n'en retrouve pas de vestiges, ni à l'examen *in vivo* ni à l'étude des coupes.

L'un des plasmodes a un aspect boursouflé, les noyaux y sont invisibles. Il n'y a pas de concrétions. L'autre, au contraire, a une surface à courbure régulière, les noyaux y sont légèrement apparents encore que toujours mal définis. Il n'y a pas non plus de concrétions. Ce dernier aspect est beaucoup plus fréquent que le précédent.

Labilité du plasmode. Aspects « in vivo ». — Sur la figure 133 une partie du plasmode montre une structure très particulière qui souvent apparaît brusquement sur une plus ou moins grande partie

de son étendue, et finit toujours par le gagner tout entier, lorsque l'observation entre lame et lamelle se prolonge quelque peu. De tout à fait homogène, très translucide et peu réfringent qu'il était, le plasmode devient tout à coup grossièrement granuleux. Il se décompose en une sorte de conglomérat de globes réfringents, de calibre régulier, noyés dans une masse commune formée de grains sphériques ou polyédriques, de toutes tailles (fig. 139). La même altération se produit lorsqu'on écrase le Copépode. Mais alors le conglomérat se dissocie dans l'eau, les globes réguliers se dispersent, tandis que la substance granuleuse qui les unit diffuse dans le liquide (fig. 140). Les gros globes sphériques, ellipsoïdaux ou même étranglés en biscuit, montrent assez nettement une structure fibrillaire. Ce sont les noyaux dont la substance s'est condensée. Le grossier magma qui les unit est le cytoplasme. Ces altérations montrent quel état d'équilibre instable, et quelle structure complexe cache l'aspect homogène du plasmode normal des *Syndinium* (fig. 138). Elles expliquent la difficulté que l'on éprouve à le fixer pour en faire l'étude cytologique sans le modifier profondément.

Elles ont un autre intérêt. C'est que, tout à fait propres aux *Syndinium* et faciles à provoquer, elles permettent de caractériser ces organismes quelque soit la variété des aspects sous lesquels ils se présentent.

Réapparition des concrétions. — Aux stades que nous venons de décrire, les concrétions, toujours présentes chez le très jeune *Syndinium*, disparaissent le plus souvent (fig. 138). Mais au fur et à mesure que le plasmode s'étend partout dans la cavité générale, on le voit se charger à nouveau de corps réfringents de forme très irrégulière, constituées chacun par un amas dense de petits granules qui se séparent facilement sous l'action de l'eau. Ces concrétions qui paraissent être de même nature que celles des très jeunes parasites, sont de taille très variable, même chez un seul parasite. Elles peuvent atteindre 10 μ.

Elles sont à peu près régulièrement réparties dans la masse et elles donnent au plasmode et au Copépode un aspect très caractéristique que j'ai essayé de rendre dans la figure 134. Dans ce plasmode, les concrétions étaient d'une taille à peu près égale, mais qui dépassait légèrement la moyenne.

Un des caractères de ces plasmodes à concrétions est que les noyaux n'y sont point apparents, non plus qu'aux tout premiers stades (fig. 141). Un autre est la tendance à la lobulation, mais souvent les lobes se com-

priment réciproquement à tel point que les sillons qui les séparent deviennent virtuels et sont très peu apparents.

Extension du plasmode. — A un tel stade, l'invasion de la cavité générale est très avancée. Tous les espaces libres sont occupés. Des filons plasmodiaux s'insinuent dans les interstices musculaires (fig. 137). Des lobes entiers encombrent la base des appendices et la partie antérieure de l'abdomen (fig. 134). Seul, l'appareil circulatoire dans sa portion bien endiguée (cœur, vaisseau dorsal avec sa branche récurrente) n'est point envahi. Il n'est même jamais aussi bien mis en évidence que lorsque entouré de toutes parts par la masse parasitaire, il demeure cependant turgide, et cela jusqu'à la mort du Copépode. Et s'il arrive qu'il ne soit plus visible, c'est que sous l'effet des pressions qui s'exercent sur lui de toutes parts sa paroi s'est affaissée sur elle-même. Il en est d'ailleurs souvent de même du tube digestif. Depuis longtemps, tout vestige de la glande génitale a disparu.

III. Structure du plasmode. Altérations de fixation.

La structure du plasmode est la même durant toute l'évolution végétative. Il n'y a entre le plasmode encapsulé et le plasmode en extension que des différences insignifiantes.

Capsule. Cytoplasme. — La capsule (fig. 153, pl. XIV) est une membrane fibreuse, souvent à double contour, et dans l'épaisseur de laquelle se trouvent de petits noyaux identiques à ceux qui s'observent dans les différentes formations conjonctives de l'hôte et en particulier dans la très mince tunique qui enveloppe l'intestin par-dessus la couche de fibres annulaires. Dans bien des cas même, il semble qu'il y ait continuité entre cette tunique et la capsule du parasite. L'une et l'autre prennent le vert lumière dans la double coloration de Prenant et le bleu de méthyle dans celle de Mann.

Cette capsule, on le sait, n'est pas complètement remplie par le plasmode. A l'espace qui existe normalement autour de celui-ci s'ajoute dans les préparations celui qui résulte d'une légère contraction du cytoplasme.

Le cytoplasme est dense, de structure homogène, mais finement granuleux. Il est fortement basophile. Les concrétions ne se retrouvent pas après fixation.

Noyaux. Mitose. — Les noyaux, très nombreux, sont presque contigus. Ils sont comme chez les *Apodinium*, les *Blastodinium* et les *Haplozoon*, en état permanent de division, et je puis répéter ici ce que Dogiel

disait des noyaux des *Haplozoon* : leur état de repos nous est inconnu.

C'est pourquoi ils ne se présentent pas sous une forme sphérique ou ellipsoïdale, mais sous l'aspect de fuseaux plus ou moins allongés. Beaucoup d'entre eux se profilent dans les coupes en cercles, mais ce sont ceux qui sont coupés normalement à leur grand axe (fig. 154-155).

Il n'y a pas de membrane nucléaire individualisée, mais la vésicule nucléaire se présente néanmoins bien délimitée, sous forme d'une vacuole, dont le suc ne précipite pas sous l'action des réactifs. Dans cette vacuole claire, les chromosomes très sidérophiles, se distinguent avec une grande netteté, et comme ils sont peu nombreux, il est facile de s'assurer, surtout sur les noyaux coupés transversalement, qu'ils sont constamment au nombre de dix. Ce sont des cordons assez épais, verruqueux et sinueux, qui courent entre les deux pôles du fuseau, sans jamais s'anastomoser les uns avec les autres. Ces chromosomes, vus à un fort grossissement, apparaissent comme formés par la juxtaposition de microsomes disposés sur une ou plusieurs files.

Les pôles du fuseau sont plus ou moins aigus. Il est difficile de dire si la pointe très chromatique de ces fuseaux représente ou contient un centre de division. Outre ces dix chromosomes, chaque noyau contient un assez gros nucléole sphérique ou ellipsoïdal, qui est lui aussi très basophile, mais qui, coloré au Mann, s'oppose bien par sa teinte rose aux chromosomes colorés en bleu-violacé. On peut voir de ces nucléoles étirés en haltère. Quelques noyaux, parmi les plus allongés, en contiennent deux.

Dans quelques cas les fixateurs produisent une condensation en calotte de la chromatine, ou une condensation centrale, telle que les noyaux paraissent être du type protokaryon, avec un gros caryosome central dans une vésicule nucléaire à peu près libre (fig. 157). C'est aussi cette sorte de pycnose que montrent les noyaux des plasmodes qui ont été touchés par l'eau de mer aux stades où ils n'ont pas encore leur stabilité vis à vis d'elle.

Dans le plasmode en extension, les noyaux sont un peu moins entassés les uns sur les autres, et la vésicule nucléaire moins bien délimitée. La taille des nucléoles s'est aussi légèrement abaissée. La surface des lobes du plasmode est nue.

Les *Syndinium*, qui sont par leurs dinospores des Péridiniens stricts, ont des noyaux quelque peu différents des dinokaryon typiques, et la seule inspection d'une coupe de plasmode ne permettrait peut-être pas de reconnaître leur véritable nature. Ceci est surtout le fait de la réduction très

grande du nombre des chromosomes, très nombreux dans le dinokaryon typique. Mais à comparer, abstraction faite de cette particularité, le noyau d'un *Syndinium* à celui du trophocyte ou des sporocytes les plus jeunes de *B. Pruvoti*, par exemple, on se rendra compte qu'ils sont exactement du même type. Il n'en est pas moins vrai que les figures que nous avons décrites rappellent d'une manière surprenante celles qui ont été observées chez certaines Coccidies et chez les Radiolaires.

IV. Sporulation.

Transformations des concrétions. — Nous sommes maintenant tout près de la sporulation. La structure et par conséquent l'aspect du plasmode se modifient notablement. Les concrétions disparaissent à nouveau, et, soit par transformation directe, soit par une dissolution suivie d'une précipitation, ce qui est difficile à apprécier, elles se trouvent remplacées par des corps lancéolés d'aspect cristallin, rangés de façon à dessiner les mailles d'un réseau, dont chacune délimite le territoire d'une énergide (fig. 142 et 143). Ces cristalloïdes lancéolés vont eux-mêmes, par une série de clivages, donner naissance à de très fins aiguillons que nous retrouverons dans les spores, et qui dès maintenant, en dessinent grossièrement le contour.

Aspect général du plasmode mur et de l'hote. — Le plasmode à ce stade, tant à cause de sa masse que de la présence des inclusions dont il est chargé, a perdu beaucoup de sa transparence. Il a pris une teinte générale gris sale qui permet de distinguer du premier coup d'œil à un faible grossissement le copépode qui le contient de ses congénères normaux. A cette teinte s'ajoute toujours un peu de rose qui provient de la diffusion des chromatophores rouges présents chez la plupart des *Paracalanus* (fig. 41, pl. IV).

Stabilité du plasmode. — L'état moléculaire même du plasmode s'est modifié. Il n'a plus sa labilité au contact de l'eau de mer, et si, lorsqu'on écrase le Copépode, le parasite se décompose en masses de tailles variables, celles-ci sont toujours constituées d'éléments intacts. Les figures 143 représentent l'une, une masse à plusieurs noyaux, l'autre une masse uninucléée, expulsée du Copépode, où cytoplasme et noyaux ont conservé leur structure parfaitement normale. Celle du noyau est assez bien apparente.

Phénomènes nucléaires. — Au moment où le plasmode commence à se dissocier, les noyaux qui jusque-là n'avaient cessé d'être en division

passent à l'état de repos. Les fuseaux, au lieu de se reconstituer complets aussitôt coupés, restent à l'état de demi-fuseaux. Les chromosomes se rétractent et se condensent notablement. Les nucléoles disparaissent. Les noyaux ont alors l'aspect de candélabres sans pied à dix branches robustes, dont huit périphériques et deux centrales (fig. 158 et 159). C'est à cet état qui rappelle le stade en bouquet des noyaux dans certaines spermatogénèses et qui est probablement l'annonce d'une réduction chromatique, que les noyaux du plasmode sont répartis entre les spores. Des caractères et une évolution nucléaires tout à fait semblables ont été décrits par W. Huth (1913) et avaient déjà été vus en partie par Borgert (1909) dans la sporulation des Thalassicolles (Radiolaires).

Fragmentation du plasmode. — La sporulation va consister simplement dans la fragmentation du plasmode en autant de spores qu'il contient de noyaux, chaque spore emportant un peu du cytoplasme périnucléaire avec inclusions aciculaires. Mais cette fragmentation ne se fait pas d'une manière rigoureusement simultanée dans toute la masse. Elle n'aboutit pas du premier coup aux dinospores isolées. Le plasmode se décompose en masses secondaires d'importance très inégale qui peuvent elles-mêmes se scinder en masses tertiaires (fig. 143 et 144). A la surface de ces masses plasmodiales, la forme des spores s'esquisse avant que celles-ci soient individualisées. La surface se creuse en effet de sillons dont les uns marquent les limites des futures spores, et les autres les sillons, hélicoïdaux et longitudinaux, propres à celles-ci. Et dans ces sillons, il arrive que l'on voie des flagelles animés d'ondulations lentes, qui parviennent cependant à entraîner de gros fragments de plasmodes dans un lent mouvement de rotation lorsque ceux-ci sont extraits du Copépode (fig. 145).

Aucun mode régulier n'apparaît dans la résolution du plasmode en dinospores, et il est difficile de se rendre compte des rapports que celles-ci affectent entre elles. Il semble cependant que les scissions qui aboutissent à leur formation ne relèvent pas du mode de division binaire propre aux Péridiniens, comme nous le verrons lorsque nous étudierons la morphologie des spores.

V. Les Dinospores.

Libération. — La sporulation effectuée, le Copépode réduit à sa carapace n'est plus qu'un sac entièrement rempli de petits gymnodiniens incolores, peu mobiles d'abord, mais qui en très peu de temps s'animent et produisent un fourmillement de plus en plus intense. Il y en a partout

jusque dans l'abdomen et les appendices. C'est généralement par l'étroit orifice qui résulte de la rupture de l'antennule qu'elles s'échappent au dehors. On les voit se presser, plus ou moins déformées, dans la cavité de l'appendice et fuser par son extrémité ouverte. On dirait du sang coulant d'un capillaire.

En chambre humide, cette libération des dinospores dure très longtemps, plusieurs heures, et elle est toujours incomplète. Les dinospores qui restent enfermées sont rapidement attaquées par les bactéries. Je ne les ai jamais vu former de kystes comme celles des *Blastodinium*. Dans les conditions naturelles, la dépouille du Copépode, plus complètement et plus rapidement ouverte par suite de l'agitation du milieu, doit mettre très rapidement toutes les dinospores en liberté.

La sporulation, depuis le moment où les territoires des spores commencent à s'indiquer, jusqu'à la fragmentation complète du plasmode, met à s'effectuer moins de deux heures seulement. C'est vers le soir, entre 15 et 19 heures que j'ai toujours observé le plus grand nombre de plasmodes sporulés.

Polymorphisme. — Lorsqu'on observe le même jour, à la même heure, un certain nombre de *Paracalanus* à *Syndinium* sporulés, on ne peut manquer d'être frappé de ce fait que certains individus contiennent de grosses spores mesurant 15 μ (fig. 146, 148, 149), tandis que d'autres renferment des spores beaucoup plus petites ne mesurant que 8 μ (fig. 150-151).

Il arrive aussi qu'au lieu de ces dinospores qui sont très nettement turbinées, on en observe d'autres, mesurant 15 μ qui sont ovoïdes, à pôle antérieur acuminé en forme de rostre et à pôle postérieur ventru, à sillons peu développés (fig. 176, pl. XVI). Ce sont elles que dans ma note préliminaire j'ai qualifiées d'une manière d'ailleurs impropre « dinospores à forme *oxyrrhis* ».

Je ne sais pas si ces « spores à rostre » appartiennent à un *Syndinium*. Je les étudierai avec les Paradinides d'espèces incertaines. Provisoirement, nous ne nous occuperons donc ici que des spores turbinées.

Macrospores. — Elles ont la forme fondamentale d'un fuseau robuste (fig. 146). L'un des pôles est à peine plus aigu que l'autre, c'est le pôle postérieur. La surface est creusée de deux profonds sillons.

L'un, longitudinal, suit sensiblement la direction d'une des génératrices du fuseau et se termine un peu au-dessous du pôle antérieur, et un peu au-dessus du pôle postérieur.

L'autre sillon, plus large que le premier en réunit l'extrémité antérieure à l'extrémité postérieure en décrivant autour du corps un tour de spire à long pas dans le sens inverse de celui des aiguilles d'une montre. C'est le sillon hélicoïdal. Par homologie avec l'orientation convenue pour les Péridiniens libres, nous désignerons comme ventrale la face légèrement déprimée que parcourt le sillon longitudinal.

Il y a autour de cette forme fondamentale de légères variations qui tiennent à la plus ou moins grande longueur du sillon hélicoïdal. Celui-ci peut se prolonger jusqu'à décrire un tour et demi et deux tours du corps (fig. 148-149). Et comme c'est surtout autour du pôle postérieur qu'il se prolonge, celui-ci se présente souvent en coupe optique comme une sorte de bouton pédiculé. L'allongement du sillon hélicoïdal a une autre conséquence : c'est l'allongement du sillon longitudinal qui entraîne en quelque sorte les extrémités du sillon hélicoïdal lequel s'enroule lui-même en hélice, comme c'est le cas, par exemple, chez les *Cochlodinium* parmi les Péridiniens libres.

A l'extrémité antérieure du sillon longitudinal prend naissance un long flagelle qui le parcourt dans toute sa longueur et le dépasse de beaucoup en arrière. Le sillon hélicoïdal est entièrement occupé par un flagelle rubané formant membrane ondulante, qui s'insère à son extrémité antérieure et paraît adhérer à la paroi du corps tout le long d'un de ses bords.

Le cytoplasme de ces spores a une fine texture granuleuse. Le centre, homogène, plus clair représente l'emplacement du noyau, à limites imprécises.

Les seules inclusions que contienne le cytoplasme sont les fines aiguilles dont nous avons suivi la genèse à partir des concrétions du plasmode, et qui sont disposées dans la couche périphérique, plus ou moins perpendiculairement à la surface. Ces acicules se présentent donc comme des trichocystes. Ils rappellent beaucoup les trichites que SCHÜTT (**1895**) a décrit chez les *Podolampas*, mais ils ne me semblent point assimilables à ceux que j'ai observés moi-même chez un gros *Gymnodinium* libre que je n'ai pu déterminer et chez *Polykrikos Schwartzi* (**1914**) ni à ceux que DOGIEL (**1909**) a observés chez les *Haplozoon*. Ces trichites ne sont d'ailleurs pas constants, non plus que les concrétions elles-mêmes dont ils dérivent.

Une autre formation, peut-être de même ordre, s'observe souvent dans les macrospores. C'est une striation sous-jacente au sillon longitudinal, oblique par rapport à lui et qui est représentée dans la fig. 146.

Ces spores se meuvent très rapidement en ligne droite ou suivant de grandes courbes, en tournant autour de leur axe longitudinal, tantôt dans le sens, tantôt en sens inverse, de celui des aiguilles d'une montre. On peut les conserver en chambre humide douze et même vingt-quatre heures sans que l'on constate chez elles, ni bipartition, ni autre processus évolutif.

Elles finissent par s'arrondir et se vacuoliser. Elles sont très sensibles aux moindres variations de pression osmotique du milieu, ainsi qu'à la compression entre lame et lamelle. L'état morbide qui s'en suit se traduit par un léger gonflement du corps, qui a pour résultat l'effacement plus ou moins complet des sillons. Les flagelles immobilisés se détachent. Je n'ai jamais vu les acicules expulsés à la manière de trichocystes.

Lorsqu'on examine un Copépode dont le plasmode vient de sporuler, l'on voit souvent des spores, soudées deux par deux, qui paraissent être en voie de division. Ces spores finissent bien par se séparer, mais il ne faut pas à notre sens se baser sur ces aspects pour affirmer l'existence d'une scissiparité consécutive à la sporulation. Il s'agit simplement d'aspects particuliers de la résolution du plasmode en spores. Dans les spores doubles, les individus sont disposés comme s'ils résultaient d'une scission rigoureusement longitudinale d'un élément mère. Il n'y a rien là de comparable à la division subtransversale ou très oblique des Dinoflagellés. Je n'ai jamais constaté de véritables divisions chez les dinospores parfaites des *Syndinium*.

MICROSPORES. — Les microspores ne mesurent que 8 μ sur 5 μ de large. Elles sont donc plus élancées que les macrospores. Leur structure fondamentale est exactement la même. Nous appellerons microspores α, celles qui en plus petit sont exactement semblables aux macrospores (fig. 150).

Il en est d'autres (microspores β fig. 151), que j'ai observées beaucoup plus rarement, et dont la structure diffère notablement de celle des précédentes. Le sillon hélicoïdal qui est très large et très profond, fait un tour et demi de spire. L'importance du sillon longitudinal donne à ces dinospores un galbe turbiné très accentué, plus élancé encore que chez les microspores α et le sillon longitudinal est à peu près complètement effacé.

Une particularité très curieuse de ces microspores β est la présence au pôle postérieur d'un corps lamellaire ou bacilliforme, très réfringent, qui occupe l'extrémité même du tortillon. Il est collé au périplaste, et vu de

profil, il semble même faire légèrement saillie au-dessus de la surface générale. Ce corps cristalloïde a tantôt la forme d'un bâtonnet, tantôt celle d'une plaquette plus ou moins losangique ou circulaire. Les dinospores β de certains plasmodes montraient en outre un ou deux petits cristalloïdes accessoires au dessus du principal, sur la même génératrice du fuseau. Ces formations sur lesquelles je n'ai pas essayé de réactions microchimiques, sont vraisemblablement de même nature et de même origine que les trichites — ceux-ci faisaient d'ailleurs complètement défaut dans ces microspores β. — Elles ne paraissent pas avoir d'équivalent morphologique, chez les autres Péridiniens. Par contre, elles se présentent exactement avec la forme et la situation des « cristaux » caractéristiques des isospores chez les Radiolaires coloniaux (*Sphaerozoum*, *Collozoum*).

Nous ne pouvons nous empêcher d'insister dès maintenant sur l'analogie étroite qu'offrent d'autre part les anisospores gymnodiniformes de certains Radiolaires (*Sphærozoum*, *Thalassicolla*) avec les dinospores des *Syndinium*.

VI. Interprétation du polymorphisme des spores.

L'absence de caractères aux stades végétatifs et l'ignorance où nous sommes de la destinée des dinospores nous oblige à recourir à l'hypothèse pour interpréter les différentes formes que nous avons décrites. Voici plusieurs hypothèses :

1° Les différentes formes de dinospores correspondent à autant d'espèces de *Syndinium*.

2° Macrospores et microspores sont respectivement les gamètes femelles et les gamètes mâles d'une même espèce ou encore les macrospores sont des spores asexuées, les microspores α et β étant des anisogamètes.

3° Les différentes formes de dinospores sont le résultat d'une fragmentation plus ou moins avancée du plasmode, sans signification particulière. Examinons successivement ces trois hypothèses.

Hypothèse de la pluralité des espèces. — L'identité des spores issues d'un même plasmode, qui est un fait constant, est tout à l'appui de cette hypothèse. Mais il n'est pas moins favorable aux autres. Contre l'hypothèse de la pluralité des espèces, nous ferons valoir la variabilité même de la taille et de la forme des dinospores d'un plasmode à l'autre. Dans l'exposé qui précède nous avons réparti celles-ci par raison de clarté en trois grandes catégories. Mais ces catégories sont loin d'être

bien définies. Entre les microspores et les macrospores, il y a des formes de taille intermédiaire. Chez les unes et chez les autres, nous trouvons que les sillons peuvent être plus ou moins développés en longueur, largeur et profondeur. Chez les unes et les autres, les acicules ou les cristalloïdes peuvent exister ou faire défaut. Si l'on voulait faire des coupures spécifiques d'après la forme et la taille des dinospores, il faudrait les multiplier à l'infini.

Hypothèse de la différenciation sexuelle. — J'ai cherché naturellement à vérifier tout d'abord cette hypothèse par l'expérience. J'ai conservé en chambre humide, à maintes reprises, pendant douze et vingt-quatre heures, des spores dissemblables mélangées (macrospores et microspores), sans constater de copulations ni entre spores semblables ni entre spores dissemblables. Ce résultat négatif ne me paraît certes pas définitif. Les conditions dans lesquelles se manifeste l'affinité sexuelle des gamètes peuvent être très strictes, et n'avoir point été réalisées dans mes tentatives. Celles-ci ont d'ailleurs également échoué lorsque j'ai mélangé des spores semblables de plasmodes différents. Il n'y aurait donc ni sexualité hétérogamique, soit isogamique, soit anisogamique, ni sexualité pœdogamique ou autogamique ? Rien dans les images que fournissent les plasmodes fixés ne permet de songer à la possibilité d'une karyogamie précédant la sporulation.

La gamogonie des *Syndinium* est encore à trouver, comme celle de la plupart des Péridiniens libres et parasites. Est-elle ici du mode anisogamique ? Les différences de forme et de taille des spores correspondent-elles à des différences sexuelles ? Les macrospores sont-elles les macrogamètes, et les microspores les microgamètes ? Ou bien les macrospores et les microspores sont-elles les gamètes et les autres des spores asexuées, dont la différenciation serait marquée par la plus ou moins grande longueur des sillons, ou la présence et l'absence des inclusions, acicules ou cristalloïdes ? Autant de questions auxquelles il m'est impossible de répondre ici.

Il faut souligner ici encore les analogies étroites qu'offrent, avec les dinospores des *Syndinium*, les « anisospores » des Radiolaires (*Sphærozoum, Thalassicolla*), non seulement par leur morphologie gymnodinienne, mais aussi par un dimorphisme tout à fait comparable à celui que nous constatons ici. C'est ce dimorphisme qui a fait considérer ces « anisospores » comme des anisogamètes. Mais aucune démonstration objective de cette opinion n'a été jusqu'ici fournie. Brandt (1905), qui a le mieux

étudié les spores des Radiolaires à l'état frais, n'a pu constater au cours d'expériences tout à fait analogues à celles qui sont relatées ci-dessus aucune conjugaison, ni entre spores homologues, ni entre spores hétérologues.

Hypothèse du polymorphisme spécifique non sexuel. — Les conditions d'existence que deux *Paracalanus* différents offrent au même *Syndinium* ne sont pas absolument identiques. Les circonstances mêmes de l'infestation peuvent être diverses. La pénétration du germe ne se fait pas toujours au même âge de l'hôte. Selon le volume de la cavité générale du Copépode, selon le temps qu'il mettra à le remplir, les conditions de nutrition qu'il y trouvera, le parasite effectuera plus ou moins rapidement sa multiplication nucléaire et la poussera plus ou moins loin. Il pourra produire en rapport avec ces conditions diverses des spores de taillles diverses, plus ou moins chargées de concrétions, selon la quantité que le plasmode en a élaborée pendant sa croissance. Le métabolisme de ces produits au cours du développement, leur présence à certains stades, leur défaut à certains autres, montre assez qu'ils sont fonction du régime trophique du parasite. Leur présence dans les spores est donc de peu d'importance.

Quant aux variations même de la taille de celles-ci, il y aurait chez les *Syndinium* quelque chose de comparable à ce que l'on observe chez ces microsporidies, où le pansporoblaste produit indifféremment, selon sa taille, et le nombre de ses noyaux. 2-4 ou 8 spores (*Stempellia mutabilis* Léger et Hesse **1910**), 8, 16 ou *n* spores (*Telomyxa glugeifornis* Léger et Hesse **1910**), 8 ou 16 spores (*Octosporea muscae-domesticae* Chatton et Krempf **1911**). Dans tous ces cas, il n'y a pas de différences entre la taille des spores, en rapport avec leur nombre, par ce qu'est la taille du pansporoblaste qui est variable et la taille des spores qui est fixe. Mais chez *Gurleya legeri*, par exemple, Hesse (**1903**), a observé des spores de tailles bien différentes. Il y a ici des macrospores et des microspores. Dans ce cas, ces variations ne peuvent être interprétées ni comme le fait d'une différenciation sexuelle, ni comme l'expression d'une différenciation spécifique. Sans qu'il soit besoin de lui assimiler celui des *Syndinium*, il montre que le polymorphisme des spores n'a pas nécessairement une importante signification. Et ceci me semble particulièrement vrai chez les Péridiniens. N'avons-nous pas vu chez les *Apodinium* par exemple, le trophocyte aussi bien que les sporocytes prendre la forme flagellée, c'est-à-dire se transformer en dinospores?

Syndinium sp.

parasite de *Clausocalanus arcuicornis* CL.

Fig. 135, pl. XII, et CXXXV bis.

Banyuls-sur-Mer, automne.

J'ai dit que je ne connaissais pas les dinospores de ce *Syndinium*. J'ai vu cependant à Villefranche en mars 1910 des stades très proches de la sporulation, et qui ne me laissent aucun doute sur l'attribution de ce parasite au genre. L'aspect des plasmodes *in vivo* et leur structure sur coupes auraient d'ailleurs suffi à l'affirmer. Le parasite des *Clausocalanus* ne diffère par rien d'essentiel du parasite de *Paracalanus parvus* et de *Corycœus venustus*. Il est pourtant deux particularités qui m'ont paru contantes chez les plasmodes jeunes et moyennement développés et dont l'une au moins ne s'est jamais présentée chez ceux de *S. turbo*. C'est d'abord leur situation ventrale par rapport au tube digestif qui se trouve repoussé du côté dorsal par le développement de la masse parasitaire. C'est surtout la présence dans cette masse d'une très grande lacune centrale bien délimitée par rapport à la masse même du plasmode et se présentant comme remplie de liquide. Est-ce dans ce Péridinien plasmodial l'équivalent de la lacune aqueuse d'autres Péridiniens libres et parasites ?

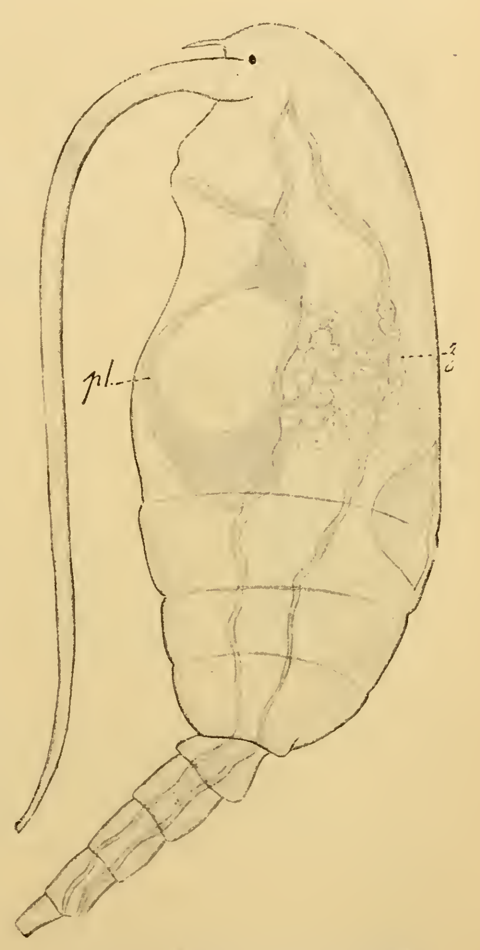


FIG. CXXXV *bis*. *Syndinium* sp. chez *Clausocalanus arcuicornis*. Plasmode jeune (*pl.*) en situation ventrale, avec sa cavité; *z*, cellules zygomènes de l'intestin de l'hôte (× 110).

Les autres caractères du plasmode sont exactement ceux de *S. turbo*. Les noyaux y sont encore moins visibles que chez ces derniers. Les con-

crétions, souvent absentes, peuvent être aussi très nombreuses et de grosse taille.

Ce parasite est beaucoup plus rare que celui de *Paracalanus parvus* et celui de *Corycœus venustus*.

Syndinium sp.

parasite de *Calanus finmarchicus*

Fig. CXXXVI.

Parasite « Nr. 18 » Apstein **1911**, p. 219, fig. 18. Mer du Nord. Mai 1910.

« Als Parasit im eigentlichen Sinne Kann ich die zu erwähnden



Fig. CXXXVI. *im.* Apstein (1911) ; *a, b, c,* « *Parasit IV* » de Apstein chez *Calanus hyperboreus et finmarchicus* Figures se rapportant sans doute à un *Syndinium* dont les spores sont en formation et où les masses présporales sont dissociées dans la cavité générale et celles des appendices ; *a*, appendice du copépode (× 50) ; *b, c,* masses présporales ; *b* ×50 ; *c* × 50 ; *d*, « *Parasit XII* » de *Calanus* et de *Pseudocalanus*, correspondant peut-être aux dinospores mobiles d'un *Syndinium*, aux spores à rostre ou aux bodonispores d'un *Paradinium* (× 200) ; *e*, fig. 18 d'Apstein représentant certainement les concrétions d'un plasmode de *Syndinium* chez un *Calanus*.

Gebilde nicht benennen. Es waren konkremente in einem lebenden *Calanus*, die bei durchfallendem Lichte dunkel, bei auffallendem Lichte weisz aussahen. Die Figur zeigt ihre Form. Aus Kohlensaurem Kalk bestanden sie nicht, da mit Salzsaüre keine Gasentwicklung stattfand. Die Konkremente lagen dicht in der Leibeshöhle zerstreut ».

D'après la figure, bien plus que d'après la description, je crois pouvoir, affirmer que le parasite 18 de *Calanus finmarchicus* est un *Syndinium*

dont le plasmode même est passé inaperçu tandis que les concrétions seules dont il était chargé ont attiré l'attention de l'auteur. On comparera la figure CXXXVI E. copiée sur ASPTEIN, aux fig. 141 et 142 de la planche XIII.

***

Il se peut que d'autres parasites signalés par APSTEIN dans le même mémoire correspondent à des *Syndinium* : Parasit p. 213, fig. 7.

« Parasit 9 », p. 215, fig. 11. Les corps de forme ovoïde répartis dans la cavité générale, pourraient être des spores en voie de formation, et encore immobiles (fig. CXXXVI A. B. C.).

« Parasit 12 », p. 216, fig. 14, pourrait représenter les mêmes spores, plus ou moins déformées par gonflement, avec leurs deux flagelles. Mais il pourrait s'agir aussi bien d'un *Atelodinium* (fig. CXXXVI D.).

Conditions d'existence et parasitisme des *Syndinium*

ACTION SUR L'HOTE. — Comme les *Blastodinium*, les *Syndinium* provoquent la castration parasitaire complète de leurs hôtes. Chez les Copépodes qui hébergent de jeunes parasites et qui sont tous eux-mêmes, on le sait, de jeunes individus, à deux ou trois pléonites, on peut voir le rudiment génital coexister avec le parasite. Mais dès que celui-ci a dépassé le stade encapsulé et souvent auparavant, la glande génitale a complètement disparu. Il est difficile de savoir si cette castration est directe ou indirecte, la proximité de la gonade et du parasite rend possible le premier mode ; l'épuisement du Copépode, plus considérable encore que celui produit par les *Blastodinium*, peut suffire à provoquer la castration à distance.

Malgré la végétation active du plasmode, la croissance de l'hôte n'est point inhibée. Les Copépodes parasites effectuent une, deux ou trois mues et atteignent toujours le stade pénultième. Je n'ai pas ici de documents me permettant de dire si comme chez les Copépodes à *Blastodinium*, l'infection a pour conséquence un abaissement de la taille moyenne des hôtes. Mais ils compensent largement le défaut d'itération sporogénétique, par le très grand nombre de leurs dinospores.

On a vu que le plasmode envahit toute la cavité générale, mais respecte, pendant un temps assez long, le système circulatoire endigué.

Les *Syndinium* sont des parasites moins parfaits que les *Blastodinium* et les *Apodinium*, organisés pour l'exploitation indéfinie de leurs hôtes.

IV. PARASITES DES ŒUFS ET DES PROTISTES

Cette catégorie comprend :

Les *Chytriodinium* (*Gymnodinium*) découverts et étudiés par V. Dogiel (1906), parasites sur les œufs pélagiques des Crustacés.

Paulsenella (*Apodinium*) *chætoceratis* décrite par Paulsen (1911), parasite sur certaines Diatomées pélagiques

Duboscquella (*Gymnonidium*) *tintinnicola*, vue par différents auteurs mais bien étudiée seulement par Duboscq et Collin (1910), parasite dans le corps cytoplasmique de Ciliés pélagiques, les Tintinnides.

Trypanodinium ovicola Chatton (1912), parasite dans les œufs de certains copépodes pélagiques.

Les Péridiniens parasites des Radiolaires dont l'existence était jusqu'ici insoupçonnée. Notre connaissance des *Syndinium*, dont ces parasites sont très voisins, nous permet d'affirmer leur présence dans le noyau et le cytoplasme des Radiolaires, d'après les descriptions et les figures des auteurs qui ont le mieux étudié ces derniers. Leur méconnaissance a été la source d'erreurs multipliées dans l'étude déjà si difficile, pour d'autres raisons, de la reproduction des Radiolaires.

Nous étudierons d'abord pour nous conformer à notre plan général, les parasites à siège externe : *Chytriodinium* et *Paulsenella*, puis les parasites intracellulaires. On verra que la place des premiers eût été tout aussi bien à côté des *Apodinium*.

Genre **CHYTRIODINIUM** Chatton 1912

Gymnodinium V. Dogiel (1906, p. 20).
Chrytriodinium Chatton (1912, p. 91).
Diplodinium Klebs (1912, p. 390 [22]).

Espèce type du genre : *Chytriodinium roseum* (V. Dogiel) 1906.

Sommaire

La connaissance que nous avons des *Apodinium* va nous permettre de rapprocher de ces organismes les parasites que V. Dogiel (1906 *b*) a fait

connaître sous les noms de *Gymnodinium roseum*, *G. affine* et *G. parasiticum*. Elle nous suggère une interprétation des faits observés par l'auteur, notablement différente de celle qu'il en a donnée.

Les raisons que j'ai invoquées au chapitre des *Oodinium* (p. 25) pour justifier la séparation du genre *Gymnodinium* des espèces à spores nues bien caractérisées par leur évolution végétative, m'ont déterminé récemment (1912) à créer pour les parasites étudiés par V. Dogiel le genre *Chytriodinium*.

En même temps, G. Klebs (1912) qui, on le sait, affirme lui aussi la nécessité de démembrer le genre *Gymnodinium*, créait pour le *Gymnodinium lunula* de Schütt (1895), qu'il ne croit pas pouvoir inclure dans le genre *Pyrocystis* Murray (1885), à cause des particularités de sa reproduction, le genre *Diplodinium*. A ce genre qu'il caractérise par l'existence de deux sortes de kystes (le kyste total et les kystes secondaires à 4 spores), il propose d'annexer les trois *Gymnodinium* parasites de V. Dogiel. Je tiens pour justifiée la création du genre *Diplodinium*, mais je crois que de l'exposé suivant il ressortira nettement que les trois *Gymnodinium* parasites ne peuvent lui être rapportés. L'existence des kystes secondaires à quatre spores nous apparaîtra comme un caractère mineur, sinon, comme le résultat d'une altération (on sait avec quelle facilité les Péridiniens se secrètent des coques). Par contre, nous mettrons en lumière l'existence d'une palisporogénèse ébauchée, liée au mode de parasitisme de ces organismes, et qui suffit à notre sens à justifier l'autonomie du genre *Chytriodinium*, abstraction faite de toute considération de priorité.

La forme la mieux étudiée est le *Chytriodinium roseum*.

Chytriodinium roseum (V. Dogiel) 1912

Gymnodinium roseum V. Dogiel (1906, p. 20-26, pl. II, fig. 26-27).
Chytriodinium roseum Chatton (1912, p. 91-92).

Parasite d'œufs pélagiques de Crustacés à Naples. Mai 1906.

Voici l'essentiel des faits observés par Dogiel.

Rappel des observations de Dogiel. — Dans le plancton de la baie de Naples, l'auteur a trouvé à la fin de mai de petits kystes sphériques (dimensions ?) à cytoplasme granuleux, de teinte rosée, enveloppés d'une fine pellicule. Chacun d'eux présentait en un point un petit orifice circulaire par lequel une petite boule de cytoplasme fait hernie (*ausgestülptwird*). Elle est nue, incolore et contient une petite plaquette que l'au-



Fig. cxxxvii.(Voir légende p. 313).

teur considère comme l'opercule (Deckelchen) de l'orifice. Dans le kyste, au voisinage de l'orifice, un certain nombre de globules d'un lipochrome rouge.

Le cytoplasme sortant de plus en plus du kyste par l'orifice, la petite boule s'accroît jusqu'à dépasser la taille du kyste. Elle se recouvre alors d'une pellicule d'enveloppe, tandis qu'à son intérieur apparaissent (comment ?) quatre gros noyaux étirés en haltère, à structure fibrillaire très nette, situés dans une couche périphérique d'un cytoplasme très translucide. Le centre de la masse est occupé par deux vacuoles à contenu fluide. L'auteur appelle *kyste A* cette masse nucléée et *kyste X* la sphère primitive qui lui a donné naissance. Celle-ci dont le contenu commence à se raréfier s'aplatit de plus en plus et jusqu'à ne plus former qu'une calotte presque vide coiffant le kyste *A*. Elle contient toujours dans très peu de cytoplasme résiduel les globes rouges.

Le contenu du kyste *A*, où les vacuoles ont pris une grande extension, se scinde suivant un plan à peu près perpendiculaire au rayon qui passerait par l'orifice.

Chaque moitié contient deux noyaux en haltère et une grosse vacuole.

De ces deux cellules, la distale se divise bientôt, suivant un plan normal au précédent, en deux moitiés. Chacune d'elles contient déjà deux nouveaux noyaux, qui résultent d'une scission nucléaire qui a précédé la scission cytoplasmique.

La cellule proximale s'est aussi scindée, mais suivant le sens de la première scission. Ces quatre cellules continuent à se diviser de façon à former d'abord 8, puis 16 « sporoblastes ». Mais comme les divisions ne sont pas simultanées, il y a successivement 10, 12, 14, et enfin 16 « sporoblastes »,

FIG. CXXXVII. *im.* V. DOGIEL (1906). *Chytriodinium roseum* (V. DOGIEL). (Je reproduis ici le texte même des légendes de DOGIEL que je fais suivre de celles qui correspondent à mon interprétation de ses figures).

I. Cyste X mit Anlage der Cyste A ; *d*, Dekelchen ; *œ*, Öffnung der Cyste X ; *tr*, Ziegelrothe Tropfen. Vergr. 425. (Le para ite très jeune, fixé sur l'œuf pélagique : des lipo omes au point de fixation.)

II. Cyste A mit 4 hantelförmigen Kernen nach ihrem Austritt aus der Cyste X ; *m*, Hülle der Cyste A, Vergr. 425. (Le parasite très accru aux dépens du contenu de l'œuf partiellement vidé. Noyaux en division et lacunes aqueuses visibles dans le parasite) (Cf. *Apodinium.*) (Peut-il être question d'une « sortie » du parasite de l'œuf ?)

III. Der Inhalt der Cyste A th ilt sich in 2 Sporoblasten ; die Kerne liegen in den wandständingen Plasmaanhaüfungen. Die Cyste X hat sich zusammengezogen. Vergr. 425. (L'œuf est à moitié vide). Le parasite s'accroît particulièrement par le développement de ses lacunes aqueuses (Cf. *Apodinium*). Il se divise normalement à l'axe de fixation en un trophocyte proximal et un gonocyte distal. (Cf. *Apodinium*).

IV. Cyste A mit 4 Sporoblasten. Vergr. 425. L'œuf est presque vide. Le parasite est au stade I-1-2 : le gonocyte I a produit deux sporocytes, le trophocyte a produit un nouveau gonocyte. Stades identiques à ceux du début de la palisporogenèse chez *Apodinium*.

V. Cyste A mit viele Sporoblasten Vergr. 245. L'œuf ne contient plus qu'un résidu nutritif. Faute d'aliment, l'accroissement du parasite s'est arrêté et sa sporogénèse s'est réduite a une seule poussée. Le gonocyte et le trophocyte se sont divisés donnant des sporocytes.

VI, VII, VIII. Chacun des sporocytes s'est secrété une coque (cyste C). à l'intérieur de laquelle il s'est divisé en deux puis quatre sporocytes plus petits (suite de la sporogénèse). On voit ces éléments pousser des flagelles × 850). Deux de ces sporocytes sont figurés isolés.

qui conservent chacun deux noyaux et se secrètent une coque (*kyste C*).

De chacun de ces sporoblastes, le contenu se divise par deux scissions successives, en quatre spores à un seul noyau et à constriction équatoriale d'où part un flagelle. Ces spores peuvent encore se diviser à l'état libre.

L'auteur considère non sans quelque doute le kyste X comme un œuf de Copépode[1] dans lequel le Péridinien aurait pénétré et aux dépens duquel il se développe sous la forme du kyste A. L'hypothèse de la pénétration du parasite dans l'œuf n'est pas sans laisser l'auteur dans l'embarras, car il n'a pu y constater *de visu* la présence du parasite. Il suppose qu'il y pénètre et y demeure à l'état amœboïde, plus ou moins confondu avec le cytoplasme de la cellule hôte.

Analogies avec les *Apodinium*. Palisporogénèse ébauchée. — Le lecteur n'a pu manquer d'être frappé des analogies étroites que présentent la structure et l'évolution de cet organisme avec celles des *Apodinium*. Présence de lacunes aqueuses, noyaux dédoublés, relégués dans une mince couche cytoplasmique périphérique, tout ceci n'apparaissant que chez le parasite déjà notablement accru. Décollement de la pellicule d'enveloppe qui forme coque. Avance de la division nucléaire sur la division cytoplasmique.

Scission subnormale à l'axe de fixation (subtransversale) séparant une cellule proximale tout à fait homologue du trophocyte, d'une cellule distale homologue du gonocyte. Division précoce de celui-ci dans le sens longitudinal. Nouvelle scission subtransversale de la cellule proximale constituant l'ébauche très nette d'une sporogénèse itérative. Et l'on a l'impression qu'ici les poussées sporales se succéderaient comme chez les *Apodinium* si la première ne suffisait à épuiser l'œuf du Copépode, qui n'offre à son parasite qu'une masse exploitable très limitée et incapable de compenser son épuisement par sa nutrition.

Interprétation du début du développement. — Ces analogies étroites avec les *Apodinium* nous suggèrent des premiers stades de l'évolution une interprétation sensiblement différente de celle qu'en a donnée Dogiel et plus adéquate aux faits.

S'il semble bien d'après l'observation de Dogiel que le parasite commence par pénétrer dans l'œuf, probablement à l'état de dinospore, il paraît bien douteux qu'il se développe ensuite à son intérieur et qu'il en sorte progressivement et tout accru. Je pense que la phase intracellulaire du développement est extrêmement courte, et que le parasite fait hernie à la

1. C'est son étude de *G. parasiticum* qui lui suggère cette interprétation.

surface dès qu'il s'est établi entre lui et le cytoplasme de l'œuf un contact suffisamment solide. Dès lors, il se comporte comme une spore d'*Apodinium* qui vient d'adhérer à une Fritillaire. Il s'accroît à l'extérieur de l'œuf en y puisant sa nourriture.

Voici d'ailleurs un fait sur lequel DOGIEL a lui-même attiré l'attention, qui plaide en faveur de cette manière de voir. Les globes de lipochrome situés dans le kyste *X* tout au voisinage de l'orifice y demeurent jusqu'à l'épuisement du contenu de ce kyste et ne passent jamais dans le kyste A. Si le parasite occupait une partie du kyste X, ce ne serait selon toute vraisemblance, que celle voisine de l'orifice, là où siège le lipochrome. On ne comprendrait pas que celui-ci ne soit point en définitive incorporé dans le kyste A. Cette hypothèse a pour l'instant l'avantage de nous dispenser de chercher à l'intérieur du kyste X les limites de l'hôte et du parasite.

Quant à l' « opercule », je suis tenté de le considérer bien plutôt comme une inclusion propre au parasite — quelque chose comme la plaquette des microspores β des *Syndinium* (p. 303 et fig. 151) — que comme un fragment de la paroi du kyste X... Par quel mécanisme le parasite pourrait-il forer ainsi, comme à l'emporte-pièce, l'orifice par lequel il s'insinuera dans la cellule hôte?

Chytriodinium affine (V. DOGIEL) **1906**

Gymnodinium affine V. DOGIEL (1906, p. 26, fig. XXXVIII-XLI.)

Parasite d'œufs pélagiques de Copépodes (?) à Naples. Mai 1906.

VALEUR DE L'ESPÈCE. — L'auteur distingue cette espèce de la précédente par le complet défaut de coloration du kyste X et par la formation dans le kyste A de 32 « sporoblastes » à 4 spores, au lieu de 16 que formait *Ch. roseum*. Ce dernier caractère seul nous semble être de quelque importance, car même en admettant que la présence ou l'absence du pigment dans les kystes X de *Ch. roseum* et de *Ch. affine*, puisse permettre d'affirmer qu'ils sont d'espèces différentes, il resterait à démontrer qu'ils ne peuvent être parasités par le même Péridinien. Mais nous faisons également des réserves sur la valeur du second caractère, étant donnée la variabilité que nous avons constatée partout chez les Péridiniens parasites, du nombre des scissions sporogénétiques.

PALISPOROGÉNÈSE ÉBAUCHÉE. — *Ch. affine* ne nous intéresse que par certaine complication de sa sporogénèse, que DOGIEL interprète comme une anomalie, et que nous considérons au contraire comme un processus

normal de sporogénèse itérative d'un degré plus élevé que celle à peine ébauchée dont *Ch. roseum* nous a fourni l'exemple.

Un des rares exemplaires observés par Dogiel montrait à l'intérieur du kyste A, parmi de nombreux sporoblastes tétrasporés, un kyste secondaire beaucoup plus volumineux que ces derniers et contenant 8 gros sporoblastes. La taille de ceux-ci était telle qu'ils paraissaient devoir subir

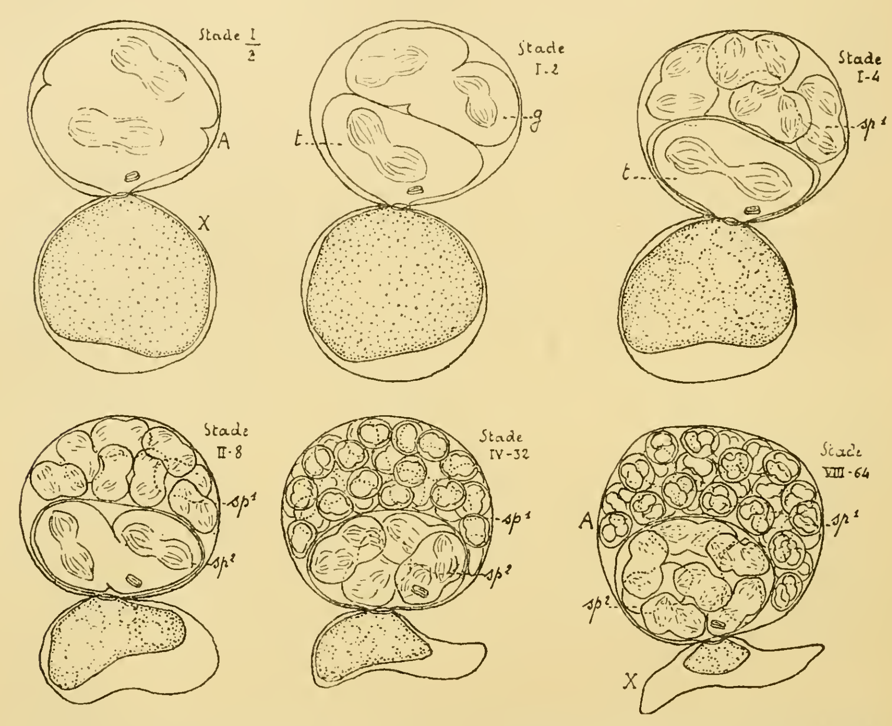


Fig. cxxxvii *bis*. Reconstitution d'après le texte de V. Dogiel (1906) de l'évolution d'un *Chytriodinium affine*, pour montrer que l'existence, considérée par l'auteur comme une anomalie, de deux sortes de «sporoblastes» (sporocytes) dans le kyste A (coque 1) est à interpréter comme le résultat d'une reproduction palisporogénétique comparable à celle des *Apodinium* et des *Blastodinium*. X, l'œuf parasité; A, le parasite ; *t*, le trophocyte ; *g*, le gonocyte. Sp.[1] sporocytes de la première poussée. Sp.[2] soropcytes de la seconde poussée résultant de la segmentation du trophocyte.

encore deux divisions pour se réduire à celle des autres. Sur l'origine de cette disposition, voici ce que dit l'auteur : Dans le kyste A, au stade à 4 sporoblastes, l'un de ceux-ci, *celui qui contenait l'opercule* (que l'on retrouve dans un des huit éléments du kyste secondaire) « s'est, pour une raison quelconque, *dans des conditions défavorables* (peut-être par l'effet de la pression du kyste X avec lequel il reste en connection), secrété une coque et divisé à son intérieur en 8 éléments. Les 3 autres sporoblastes au contraire continuaient leur développement normal.

Il suffit de jeter un coup d'œil sur la reconstitution schématique que j'ai faite du parasite dans ses rapports avec la cellule hôte, d'après la description de Dogiel, (fig. cxxxvii *bis*) pour saisir de suite la complète homologie qu'il présente avec un *Apodinium* à deux coques emboîtées. Le trophocyte (pour employer notre nomenclature), a donné naissance à un gonocyte qui a subi trois scissions successives produisant 8 sporocytes. Pendant ce temps le trophocyte s'est secreté une coque et s'est accru sous cette coque, épuisant la cellule hôte. Il s'est alors lui même divisé trois fois en 8 sporocytes tandis que quatre nouvelles scissions des sporocytes de la première poussée amenaient leur nombre à 128, contenus quatre par quatre dans trente-deux coques.

Si rudimentaire et si imprécis que paraisse ce mécanisme, il n'en constitue pas moins l'ébauche incontestable d'une sporogénèse itérative.

Chytriodinium parasiticum (V. Dogiel) 1906

Gymnodinium parasiticum V. Dogiel (1906, p. 28, fig. xlii-xlv).

Parasite d'œufs de Copépodes pélagiques à Naples. Mai 1906.

L'auteur, faute de matériel, n'a pu réunir au sujet de cet organisme

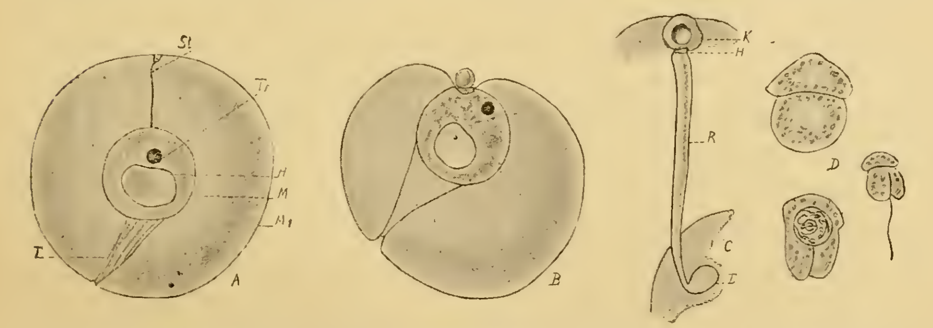


Fig. cxxxviii. *in*. Dogiel. (1906). *Chytriodinium parasiticum* (V. Dogiel). (Reproduction des légendes de Dogiel suivie de celle qui correspondent à notre interprétation des figures).

A. Crustaceeneі von einem *Gymnodinium* befallen ; *f*, Suspensionsfäden ; *h*, Hölhe in dem Eiinhalt ; *m*, innere, m_1, auszere Hülle des Eies ; *st*, Stäbchenförmiger Apparat ; *tr*, rother Fettropfen Vergr. 50. (Œuf à la surface duquel le parasite se trouve fixé et dans lequel il a enfoncé un stylet *St.* absorbant traversant toute l'enveloppe gélifiée et atteignant le cytoplasme de l'œuf.)

B. Crustaceenei aus dem eine Cyste A heraustritt ; *a*, cyste A Vergr. 50. (Parasite plus développé dont le rhizoïde s'est rétracté amenant le cytoplasme de l'œuf à son contact.)

C. Stäbchenförmiger Apparat ; *k*. Köpfchen ; *h*, Hals ; *r*, Körper ; *e*, Endplättchen, Vergr. 425. (Détail de l' « appareil rhabdoïde ». La « tête » représenterait le parasite, le « corps » le rhizoïde et « la plaquette terminale » une expansion spatuliforme du rhizoïde au contact du cytoplasme de l'œuf.)

D. Dinospores issues du parasite accru.

que des documents très fragmentaires, et qui peuvent donner lieu à des interprétations variées.

RAPPEL DES OBSERVATIONS DE DOGIEL. — Les œufs non parasités sont constitués par une sphère cytoplasmique translucide (dimension ?) contenant un globule d'un rouge vif. Elle est protégée par une double enveloppe : l'interne assez résistante, appliquée sur la cellule même, l'externe séparée de la première par un large espace libre. Elles sont réunies l'une à l'autre par une sorte de chalaze.

Les œufs parasités diffèrent des premiers par l'existence d'une cavité intracytoplasmique et d'un « appareil rhabdoïde » (*Stäbchenapparat*) tendu entre la coque externe et la coque interne. Cet appareil rhabdoïde est de structure complexe. Il comprend : 1° une tête creuse, située au niveau de la coque externe, 2° un annneau collaire, 3° un corps très élancé, 4° une plaquette au contact de la coque interne. Le corps (de l'appareil rhabdoïde) se raccourcit de plus en plus en s'épaississant, entraînant vers la périphérie la sphère centrale, jusqu'à ce qu'elle vienne au contact de la coque externe. Alors brusquement, le kyste du *Gymnodinium* parasite surgit de l'œuf sous forme d'une petite sphère, analogue au jeune kyste A des formes précédentes. Pendant ce temps, l'appareil rhabdoïde a disparu, on ne sait comment, laissant comme seul vestige une sorte d'anneau qui limite l'orifice par lequel le kyste parasite, sorti de l'œuf, communique avec ce dernier.

Le kyste A s'accroît, tandis que dans l'œuf vidé il ne reste plus qu'un peu de cytoplasme avec le globule rouge. Finalement, il forme des sporoblastes, puis des flagellispores gymnodiniennes à sillons bien marqués, légèrement pigmentées.

Comme l'auteur ne les a observées que déjà libérées dans des verres de montre au fond desquels il avait déposé les kystes à sporoblastes, il s'attache à démontrer qu'elles ne peuvent provenir que de ceux-ci.

INTERPRÉTATION DE L'APPAREIL RHABDOÏDE. ANALOGIES AVEC LES *Apodinium.*

Que penser de cet « appareil rhabdoïde » et du rôle mystérieux qu'il joue dans la « sortie » du parasite de l'œuf.

Il est sans doute imprudent de tenter, de se faire, sur des données trop frustes, une idée de ce que peut être la réalité, d'autant que, suivant une habitude commune à beaucoup d'auteurs, DOGIEL ne nous dit pas si son récit est fait d'observations éparses et arbitrairement sériées, ou au contraire de l'observation prolongée d'un même organisme qui aurait évolué sous ses yeux.

Mais pour ne pas l'enregistrer sans essayer de le comprendre, j'en

propose l'interprétation suivante qui me procure provisoirement quelque satisfaction :

La « tête » de l' « appareil rhabdoïde » représenterait le corps du parasite, venu se fixer sur la coque externe de l'œuf, l'équivalent du jeune kyste d'*Apodinium mycetoides*. L' « anneau » assurerait la solidité du contact ; il serait comparable à la cupule d'*A. rhizophorum*. Le « corps » et la « plaquette » qui ne forment d'ailleurs qu'une seule et même pièce, représenteraient le pédoncule des *Apodinium*, pédoncule nu, au moyen duquel le parasite épuise à distance la cellule hôte. Ce pédoncule, formé de cytoplasme, est lentement rétracté et entraîne la coque interne. Il se fond en définitive dans le corps du parasite (« tête » de l'auteur), qui n'est autre que le kyste A. Celui-ci s'accroît progressivement et sporule.

Ici encore, l'analogie avec les *Apodinium* serait des plus nettes. Mais dans la discussion des affinités, nous nous garderons de faire état de tout ceci, et nous nous en tiendrons aux documents plus sérieux que nous avons tirés des observations de DOGIEL sur les deux premiers parasites.

Ce qui est en question, c'est d'ailleurs bien moins les homologies étroites que présentent dans leur structure et leur évolution, les *Apodinium* et les *Chytriodinium*, homologies qui nous paraissent dès maintenant suffisamment établies, que la question de savoir si elles traduisent des liens réels de parenté, ou simplement l'effet d'adaptations convergentes. Mais c'est là un problème dont la solution est étroitement liée à l'importance et à la signification que nous accordons au phénomène de la *sporogénèse itérative* et que nous examinerons au chapitre général où nous traiterons de ce phénomène.

Conditions d'existence et parasitisme des *Chytriodinium*

Que le germe du Péridinien pénètre d'abord dans l'œuf, ou qu'il s'accole simplement à lui, le parasite se comporte dans la suite du développement comme un *Oodinium* ou un *Apodinium*. Son corps est extérieur au cytoplasme de l'hôte, mais cependant en contact plus intime avec lui puisqu'il est sessile, sauf chez *C. parasiticum*, où il se nourrit aussi par l'intermédiaire d'un pédoncule. Dans tous les cas l'axe de fixation paraît coïncider avec l'axe de symétrie du parasite, de sorte que sa scission est normale à cet axe. Cette orientation, et la polarité trophique qui résulte du mode de nutrition du parasite, ont pour conséquence l'existence d'une polarité génétique qui se traduit par une palisporogénèse ébauchée.

Celle-ci, très vraisemblablement, se poursuivrait si l'œuf, d'ailleurs incapable de croissance, n'était épuisé par une première ou au plus une deuxième poussée.

Les *Chytriodinium* sont complètement dépourvus de pigment assimilateur. Leur nutrition est donc aux stades végétatifs entièrement parasitaire. Mais la réapparition du pigment chez la forme libre (*Ch. parasiticum*), la dinospore, prouve que les *Chytriodinium* ont eu pour souche immédiate des formes colorées. Les *Blastodinium* nous ont montré sur le vif le mécanisme de la dépigmentation parasitaire.

Genre **PAULSENELLA** n. gen.

Apodinium PAULSEN (1911, p. 316, fig. XVII).

Espèce type du genre :

Paulsenella chœtoceratis (PAULSEN) 1911

Apodinium chaetoceratis PAULSEN (1911, p. 316, fig. XVII).

Sur des diatomées pélagiques du genre *Chœtoceras*, *Ch. decipiens* et *Ch. boreale*, récoltées sur la côte orientale du Groenland, par la *Danemark-Expedition*, OSTENFELD remarqua des parasites qu'en raison de la nature exclusivement cellulosique de leur membrane il considéra comme des Péridiniens. Il en confia l'étude à PAULSEN.

Ce sont des sphères de 13 à 25 μ de diamètre fixées sur les soies des diatomées, sessiles ou développant au point de contact tout au plus un petit mucron (fig. CXXXIX, C et D). Ces sphères ont une membrane à double contour, un cytoplasme granuleux et un gros noyau massif, quelquefois double. Elles se divisent en deux ou en quatre avec leur enveloppe. On en trouve aussi associées par deux dans une masse gélifiée.

Qu'il s'agisse de parasites, cela n'est point douteux. Ils perforent la membrane et vident toujours la cellule à laquelle ils sont fixés, probablement par l'intermédiaire de rhizoïdes, détruits par la fixation. Ils se comportent à ce point de vue comme des Chytridinées. Mais leur structure ne permet guère de les rapprocher de ces champignons, dont les noyaux se multiplient d'une manière précoce et parallèlement à la croissance.

La masse de leur noyau, leur mode de multiplication, et particulièrement leur division sous une atmosphère gélatineuse, et en plus la nature cellulosique de leur membrane décelée par OSTENFELD, font une somme de caractères telle qu'on ne peut guère les rapprocher que des Péridi-

niens. Je suis donc d'accord sur ce point avec les auteurs danois. Quant à leur annexion au genre *Apodinium*, laissons PAULSEN exprimer lui-même

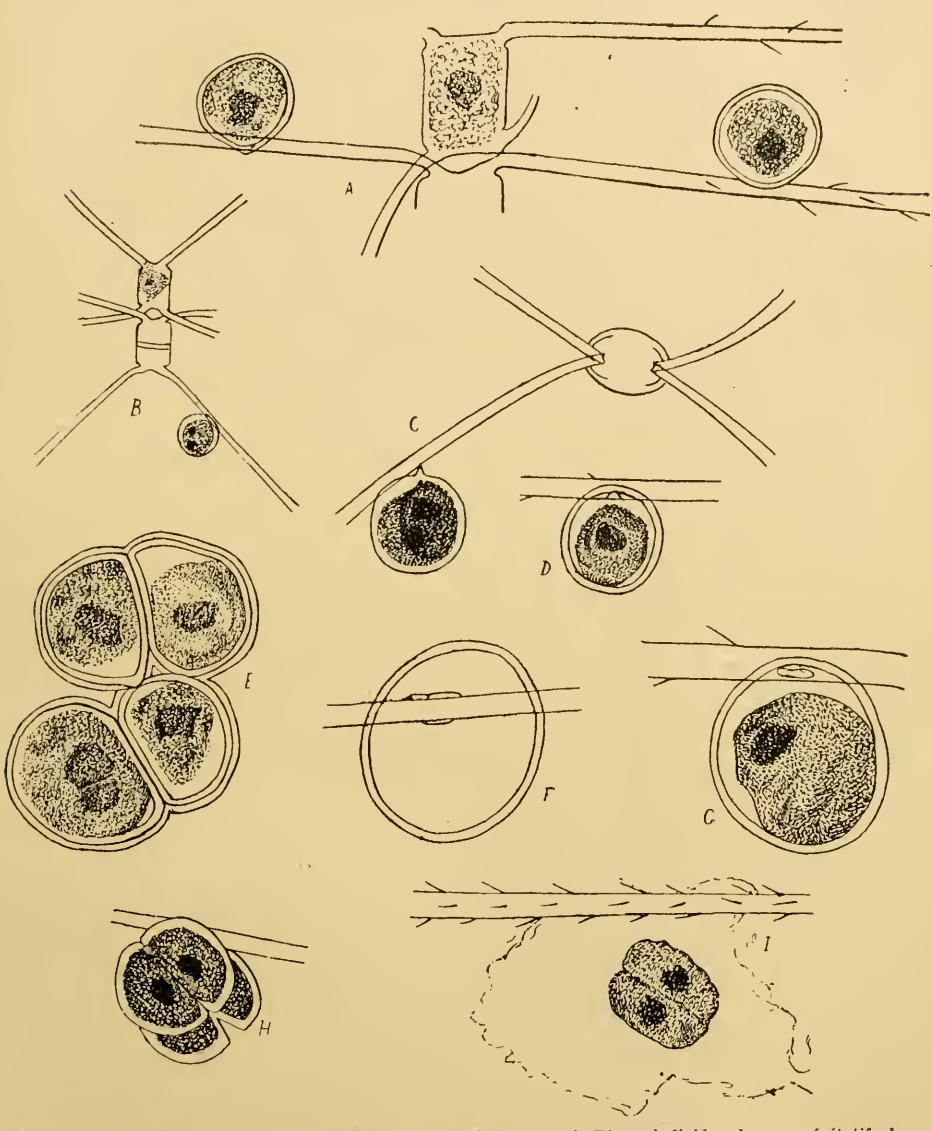


FIG. CXXXIX. *im.* PAULSEN (1911). *Paulsenella chætoceratis* (PAULSEN). Divers individus, les uns végétatifs, les autres en reproduction, fixés à des soies de *Chaetoceras*. *a, c, d,* × 375, *b,* × 125; *e, f, gr,* × 57 *h, i,* × 500.

ses hésitations : « The systematic position of this species, imperfectly known as it is, must of course be uncertain. I refer it with some doubt to the genus *Apodinium* CHATTON (Comptes rendus Ac. sc. Paris 144. 1907,

p. 283, with figures. Se also : ibid 143. CHATTON : les Blastodinides, ordre nouveau de Dinoflagellés parasites). The other Blastodinidae described and figured by CHATTON are far from being like our species, but *Apodinium mycetoides*, a parasite upon Appendicularia, shows some features wich call to mind *A. Chaetoceratis*. *A. mycetoides* is fixed upon the host by a long stalk. Growing up and dividing it has at first some ressemblance to our species, being two-celled and of about the same form, but it is only partly filled by plasma, a great « lacune aqueuse » taking most of the room in the two cells. Later on the distal cell (« blastocyte ») divides again forming many spores which again divide, and so a lot of small *Gymnodinium*-like spores are formed. The proximal blastocyte after a rest divides, and the new distal cell forms a new generation of spores, as described above.

Of all this I have found no trace by *Apodinium* (?) *Chaetoceratis*. As a whole this species may be called rather dubious ».

J'ai reproduit cette discussion in-extenso parce qu'elle répond exactement à ma manière de voir. Mais quant aux conséquences taxonomiques à en tirer, je serai plus catégorique que PAULSEN : : On ne peut maintenir cette forme dans le genre *Apodinium*. Encore moins peut-on songer à l'annexer au genre *Oodinium*. C'est des *Chytriodinium* que jusqu'à plus ample informé, elle semblerait devoir être rapprochée. Mais sa sporogénèse ne s'effectue pas, semble-t-il, par production de sporocytes sous une enveloppe commune. Sa membrane d'enveloppe est beaucoup plus épaisse. Son hôte est très différent de celui des *Chytriodinium*. Pour ces raisons, j'en fais un genre autonome.

Genre **DUBOSCQUELLA** *nov. gen.*

Embryons de Tintinnides HÄCKEL (1873).
Sporocystes de Tintinnides LAACKMANN (1906, p. 442).
Gymnodinium LOHMANN (1908).
Gymnodinium GÉZA ENTZ JUN. (1909, p. 182).
Gymnodinium DUBOSCQ et COLLIN (1910, p. 340).

Espèce type du genre :

Duboscquella tintinnicola (LOHMANN) 1908

Embryons de *Codonella galea* HÄCKEL (1873).
Sporocytes de *Tintinnopsis Campanula* LAACKMANN (1906, p. 442).
Gymnodinium tintinnicola LOHMANN (1908).
Gymnodinium GÉZA ENTZ JUN. (1909, p. 182).
Gymnodinium tintinnicola DUBOSCQ et COLLIN (1910, p. 340).

Parasite dans le cytoplasme de divers Tintinnides : *Codonella galea* HÄCKEL (HÄCKEL, 1878), *Tintinnopsis Campanula* EHRBG. (LAACKMANN

1906 à Kiel, LOHMANN, 1908), *Cyttarocylis Ehrenbergi* CL. et LACH. (GEZA ENTZ. JUN. 1909, à Bergen, DUBOSCQ et COLLIN, 1910, à Cette).

L'attribution générique et spécifique des kystes vus par LAACKMANN (1906), chez *Tintinnus subulatus* EHRBG. et chez *Cyttarocylis* (*Coxliella*) *helix* CL. et LACH., à Kiel et par G. ENTZ. JUN. (1909) chez *Rhabdonella spiralis* (FOL.), *Tintinnus lusus undæ* ENTZ, *Tintinnus Fraknoii* DADAY, *Coxliella helix* CL. et LACH. est très douteuse.

Voici, intégralement reproduite, la description de DUBOSCQ et COLLIN (1910) à qui l'on doit l'étude la plus complète de ce parasite :

« Des inclusions volumineuses. sans doute déjà entrevues par HÄCKEL (1873), ont été étudiées chez divers Tintinnides par LAACKMANN (1906) sous le nom de sporocystes. Cet auteur les considère comme représentant un mode de reproduction du Tintinnide lui-même par macrospores et microspores d'aspect gymnodinien, qui copuleraient dans des conditions inconnues.

LOHMANN (1903), puis G. ENTZ JUNIOR (1909) ainsi que JORGENSEN, ont retrouvé ces spores et s'accordent à les rapporter sans en avoir d'ailleurs suivi le développement à un Gymnodinien parasite. Nous nous rangerons à leur opinion, en faisant connaître la reproduction sexuée de ce Protiste énigmatique que nous avons pu observer sur un matériel abondant de *Cyttarocylis Ehrenbergii* CL. et L., recueilli à Cette.

A l'intérieur du Tintinnide, le parasite se présente comme un corps subsphérique, à cytoplasme granuleux souvent creusé de vacuoles et pourvu d'un gros noyau, du type vésiculaire avec karyosome compact ou filamenteux. D'abord très petit, il grossit de plus en plus en même temps que son noyau et il atteint ainsi jusqu'à 20 μ de diamètre sans que l'infusoire paraisse en souffrir. Nous ne sommes pas en mesure de décrire la multiplication nucléaire qui fait suite au stade uninucléé, mais nous pouvons dire qu'au terme de la croissance du parasite des divisions répétées donnent naissance à un amas dense de nombreux éléments toujours situés dans le cytoplasme de l'hôte. Ces éléments arrondis ou ovales, pourvus d'un noyau à réseau chromatique serré, mesurent environ 20 μ. Ce sont bien des gamétocytes. En effet, rejetés du corps de l'infusoire, ils subissent (tantôt en dedans, tantôt en dehors de la coque) deux divisions successives correspondant très probablement à la réduction chromatique. Chaque gamétocyte produit ainsi quatre petites cellules pareilles qui en très peu de temps se transforment en gamètes tous appa-

remment semblables. Pour cela, elles s'étirent à un pôle en une sorte de rostre pointu, tronqué obliquement, puis développent deux flagelles implantés latéralement. L'un de ces flagelles est dirigé vers l'avant et l'autre traîne à l'arrière, se rabattant par instants autour du corps, dans le plan transversal. L'aspect rappelle étrangement, quoique en dimensions beaucoup moindres, celui d'*Oxyrrhis marina*.

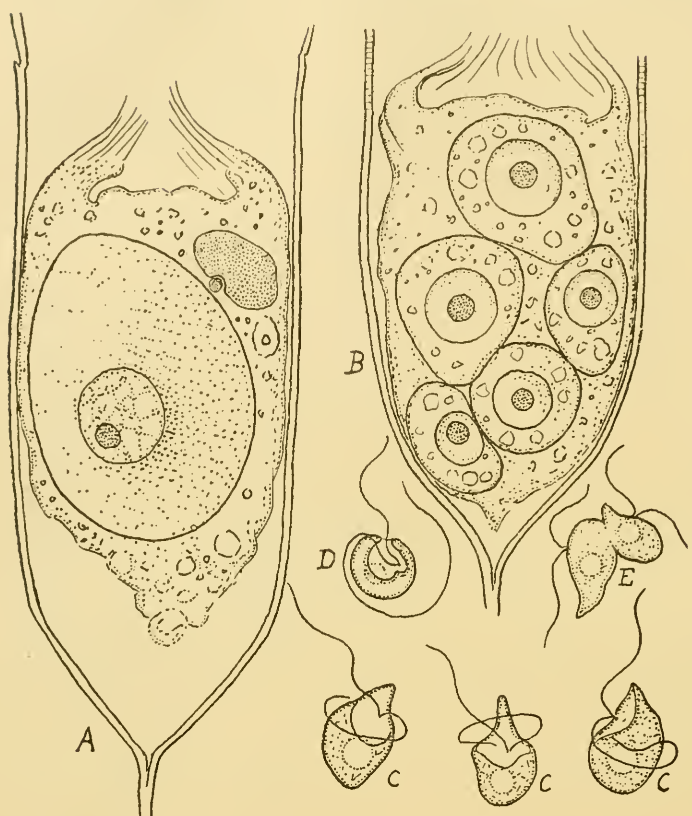


FIG. CXXXIX *bis*. D'après des dessins originaux et inédits de O. DUBOSCQ et B. COLLIN, communiqués par ces auteurs [1]. A. *Cyttarocylis Ehrenbergi* (CL. et L.) contenant une grosse *Duboscquella*. A côté de celle-ci le macronucleus et le micronucleus de l'hôte (× 400) ; *B*, une autre *Cyttarocylis* parasitée par cinq *Duboscquella* (×480) ; *C*, spores ou gamètes vus de face et de profil ; *D*, l'un de ces gamètes vu par le pôle antérieur ; *E*, deux de ces gamètes en sporulation.

Les gamètes copulent deux à deux sans orientation définie, puis s'arrondis-

1. Ce chapitre relatif à *Duboscquella tintinnicola* était resté, jusqu'à la correction des épreuves, le seul qui ne fut pas illustré. J'ai demandé à la toute dernière heure à M.O. DUBOSCQ communication de documents originaux concernant ce parasite et l'autorisation de reproduire quelques dessins tirés de ces documents. Je le remercie vivement ici d'avoir bien voulu consentir à déflorer ainsi un travail inédit.

L'examen de ces documents me suggère les brèves remarques suivantes :

1° Les noyaux de *Duboscquella* sont plutôt du type *protokaryon* que du type *dinokaryon*. Mais seule l'étude de la mitose permettra de préciser ce point (v. p. ex. : différences entre la mitose des *Syndinium* et celle des *Atelodinium*).

2° Les spores ou gamètes ont une forme à très peu près identique à celle de nos « spores à rostre » issues des *Paracalanus* (voir p. 358). Les unes et les autres sont aussi très semblables à l'« *Oxyrrhis* » *phaeocysticola* de SCHERFEL (1900). Mais on sait depuis SENN (1911) que ce dernier flagellé est à séparer génériquement de l'*Oxyrrhis marina* DUJ. type du genre. Il est en quelque sorte un *Oxyrrhis* à pôles inversés.

Structure des noyaux et morphologie des spores nous inciteraient peut-être à classer maintenant *Duboscquella* plutôt en marge des Péridiniens stricts que dans le groupe même. Sa place eût été alors dans les *Paradinidæ* tout à côté des *Atelodinium*.

Je saisis l'occasion, que m'offre cet exemple, de faire remarquer combien est justifié le parti que j'ai pris d'annexer dans ce mémoire à l'étude des Péridiniens stricts celle d'un certain nombre de formes qui paraissent y confiner de très près.

sent en copula après avoir perdu leurs flagelles. Nous ignorons la suite de l'évolution.

Qu'il s'agisse là de la reproduction sexuée d'un Péridinien parasite, cela semble probable si l'on se préfère au récent mémoire de V. JOLLOS (1910) décrivant chez une forme libre *Gymnodinium fucorum* KÜSTER, des zoospores flagellées très semblables. JOLLOS insiste également sur les rapports étroits qui lui semblent exister entre la Cryptomonadine *Oxyrrhis marina* et le groupe des Gymnodiniens. »

L'habitat intracellulaire du parasite, sa forme subsphérique à l'état végétatif, son noyau à gros caryosome, sa sporulation multiple et la forme de ses spores, qui, par leur effilure antérieure, rappellent les « spores à rostre » que nous étudierons au chapitre des *Paradinidæ*, sont autant de caractères qui nécessitent de créer pour ce parasite un genre antonome. J'ai le très vif plaisir de le dédier à O. DUBOSCQ.

Disons ici que l'observation de DUBOSCQ et COLLIN, qui établit d'une manière indubitable la nature de gamètes des flagellispores, a probablement une valeur très générale en ce qui concerne les dinospores.

Genre **TRYPANODINIUM** CHATTON 1912

Fig. 193-194, pl. XVIII.

Trypanodinium CHATTON (1912, p. XCI).

Espèce type du genre : *Trypanodinium ovicola.*

Trypanodinium ovicola CHATTON 1912

Trypanodinium ovicola CHATTON (1912, p. 91, fig. VIII).

Type de l'espèce parasite dans les œufs des Copépodes pélagiques : *Oithona* ou *Clytemnestra*, à Banyuls-sur-Mer. Connu seulement par ses dinospores, fig. 193-194, pl. XVIII.

DINOSPORES. — Le 27 août 1911, alors que j'examinais le produit de la pêche, mon attention fut attirée sur un sac ovigère détaché du Copépode qui le portait, par le spectacle singulier qu'offrait l'un des œufs. Réduit à sa mince enveloppe chitineuse, cet œuf contenait une vingtaine d'organismes d'une forme étrange, qui s'y livraient à un tournoi désordonné. Ils sillonnaient en tous sens la cavité de l'œuf et tournaient sur eux-mêmes, comme s'ils se vissaient dans le liquide. J'en vis trois s'échapper par un orifice en boutonnière et sortir rapidement du champ du microscope. Ma toute première impression fut qu'il s'agissait des

flagellispores de quelque Chytridinée. On sait qu'il est fréquent, surtout en eau douce, de voir des champignons de cette classe (*Olpidium*, *Blastulidium*) parasiter les œufs de divers invertébrés aquatiques (Rotateurs, Cladocères). Mais à y regarder de plus près, la forme des spores m'apparut beaucoup plus complexe. Elle était d'ailleurs fort difficile à bien analyser à cause des mouvements très rapides dont ces éléments étaient animés.

L'observation s'étant prolongée durant une demi-heure, entre lame et lamelle, leur activité se ralentit et je pus me rendre compte qu'il s'agissait de petits Péridiniens, de forme très aberrante, mais montrant cependant les attributs caractéristiques du groupe (fig. 193).

Ils avaient la forme d'un segment de vis, d'un tour et demi de spire environ à pas long, à sillon large et très concave. Ce sillon représente le sillon hélicoïdal du Péridinien, démesurément accru, le long duquel ondule le flagelle transversal, tandis que le flagelle axial vibre dans l'axe de la locomotion. Il m'a été très difficile de voir les insertions flagellaires. Elles sont situées à la partie antérieure du corps, à la face inférieure de cette sorte de bec qui le prolonge en avant. Le bord postérieur du corps est largement échancré au point où lui est tangent le flagelle axial. J'ai essayé sans succès de fixer ces dinospores.

Interprétation. Plasmodes dans les œufs. — Comment interpréter leur présence dans un œuf vidé de Copépode ? Il ne me semble pas douteux qu'elles proviennent de la sporulation dans l'œuf même, d'un Péridinien qui s'y trouvait à l'état de parasite intracellulaire, probablement sous la forme d'un plasmode analogue à ceux des *Syndinium*.

J'ai cherché à constater de visu la présence de semblables plasmodes dans les œufs des Copépodes de la pêche où s'était montré l'œuf à dinospores. J'ai trouvé deux sacs ovigères dont l'un a été figuré (fig. 194), dans lesquels, à côté d'œufs en voie de développement normal (stades 2 et 4), on en voyait de complètement vidés de leur contenu, et d'autres où l'embryon en segmentation était remplacé par une masse cytoplasmique finement granuleuse, remplissant complètement la coque, et semée d'une quantité de noyaux sphériques rangés sans ordre, entre lesquels il n'y avait aucune cloison cellulaire. Ces noyaux étaient aussi bien délimités du cytoplasme que le sont ceux des *Paradinium*. Ils présentaient une teinte rose contrastant avec le défaut complet de coloration du cytoplasme.

Dans l'hypothèse où ces masses plasmodiales représenteraient les

stades végétatifs de *Trypanodinium*, les œufs vides pouvaient être regardés comme ayant été occupés par des parasites arrivés à maturité et dont les spores se seraient dispersées.

J'ai conservé ces sacs ovigères dans l'espoir de voir les masses plasmodiales se résoudre en spores. Je n'ai rien obtenu. Aussi ne puis-je affirmer que les plasmodes des œufs soient les stades végétatifs du parasite dont les spores ont été décrites ci-dessus. Celles-ci et ceux-là méritent de faire l'objet de nouvelles recherches.

Quoi qu'il en soit, on voit que les œufs des Copépodes pélagiques et les Protistes peuvent être attaqués de deux manières très différentes par des Péridiniens parasites. Tandis que les *Chytriodinium* et *Paulsenella* se développent sur la cellule à la manière des Chytridinées du genre *Chytridium*, *Trypanodinium* et *Duboscquella* croissent et sporulent à son intérieur à la manière des *Olpidium*.

EXISTENCE DE PÉRIDINIENS PARASITES CHEZ LES RADIOLAIRES

Sommaire

Au cours de ce mémoire, j'ai attiré déjà l'attention sur le fait que certains caractères des Péridiniens se retrouvent chez les Radiolaires. Or, ces caractères sont précisément ceux que nous considérons comme majeurs dans la définition des Dinoflagellés. Ce sont les caractères essentiels du groupe, ceux qui échappent à l'action du parasitisme, et qui seuls nous permettent de reconnaître la nature péridinienne de formes aussi défigurées que le sont, par exemple, les *Syndinium* et les *Trypanodinium*.

Ces caractères sont :

le type morphologique sporal, la *dinospore*.

le type structural nucléaire, le *dinokaryon* et le mode de mitose qui lui est lié : la *dinomitose*.

Il ne m'est pas possible de passer ici en revue tout ce qui, dans la littérature des Radiolaires, touche à l'existence chez eux de ces caractères. Je négligerai complètement le point de vue historique. Ce sont les travaux les plus complets, les plus soignés, les plus récents, ceux de Brandt (1835, 1890, 1895, 1902, 1905,) de Borgert (1897, 1900, 1909), de Hartmann et Hammer (1909), de W. Huth (1913) qui me fournissent

les exemples que je vais produire, d'une manière objective d'abord, et interpréter ensuite.

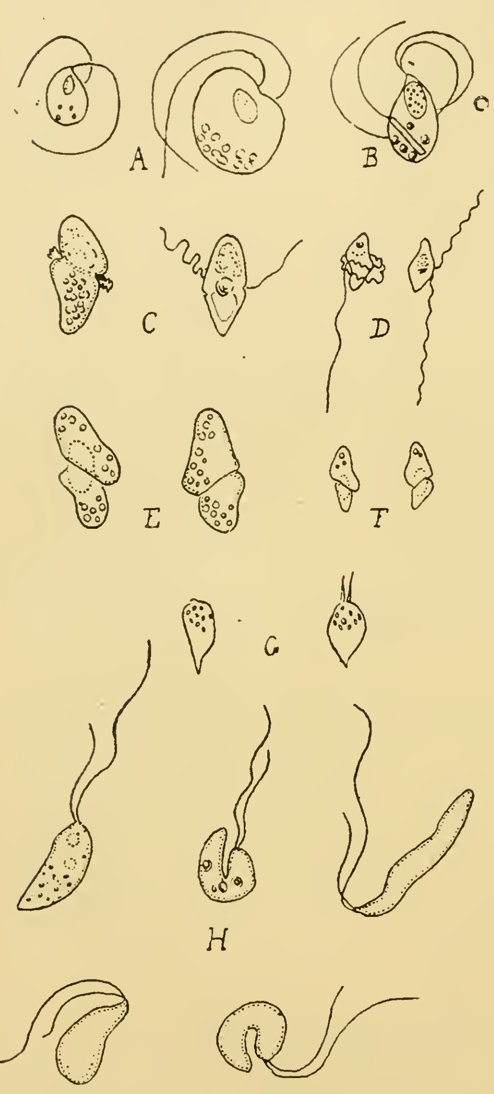


FIG. CXXXIX *ter*. De A à G, d'après BRANDT (1905). H original. — A, Anisospores réniformes de *Collozoum inerme*. (microspore et maerospore); B, isospore de la même espèce. C, D, anisospores gymnodiniformes de *Sphaerozoum sp.*; E, F, anisposores de *Thalassicolla nucleata*. Gr, isospores de la même espèce. H, flagellispores; isospores ?) d'un *Sphaerozoum* dessinées in vivo (× 1000).

DINOSPORES CHEZ LES RADIOLAIRES. — Depuis BRANDT (1890, 1902) on admet l'existence chez les Radiolaires de deux sortes de spores : les isospores et anisospores.

Les isospores sont caractérisées : 1° par le fait que toutes les spores issues d'un même individu sont de taille identique ; 2° par leur silhouette généralement piriforme, et leurs deux flagelles semblables (HAECKEL et R. HERTWIG n'en avaient vu qu'un) insérés au pôle antérieur aigu ; 3° par la présence constante d'un cristalloïde (de protéine ?) dans la partie postérieure de la spore (fig. CXXXIX *ter* B.).

On considère les isospores comme des éléments de reproduction asexuée.

Les anisospores sont caractérisées : 1° par le fait que les éléments issus d'un individu sont de deux tailles différentes, ce qui les fait considérer comme des éléments sexuellement différenciés, des gamètes, les macrospores étant les macrogamètes, les microspores les microgamètes ; 2° par leur silhouette réniforme ou étranglée à l'équateur et la possession de deux flagelles inégaux insérés dans le hile du rein ou au

niveau de l'étranglement équatorial ; 3° par l'absence de cristalloïde.

Les spores ont été étudiées dans des conditions convenables — elles sont très labiles — chez très peu d'espèces de Radiolaires. C'est à BRANDT qu'on en doit les images les plus précises.

Les anisospores de *Collozoum inerme* qu'il a figurées sont réniformes (fig. CXXXIX *ter* A.). Il ne semble pas y avoir de différenciation marquée des deux flagelles. Mais celles d'un *Sphærozoum* (*S. punctatum ?*) ont une forme gymnodinienne des plus caractéristiques (fig. CXXXIX *ter* C. D.). Celles de *Thalassicolla nucleata* — espèce que nous retrouverons plus loin — sont aussi nettement gymnodiniformes (fig. CXXXIX *ter* E. F.)[1].

CARACTÈRES CYTOLOGIQUES PÉRIDINIENS DANS LA SPOROGÉNÈSE. — Ces caractères ne peuvent être bien étudiés que sur coupes. Au contraire, la forme normale des spores, à cause de leur extrême fragilité, ne peut être observée que sur le vivant, et dans des conditions aussi proches que possible de celles qui règnent en pleine mer. Il en résulte qu'il est très difficile de relier avec certitude les formes sporales observées aux séries d'images offertes par le matériel fixé. BRANDT (**1905**) est le seul qui ait établi une relation nette de cet ordre, pour *Thalassicolla nucleata*. Il a bien défini les caractères des deux évolutions parallèles et indépendantes qui conduisent l'une à la formation des isospores, l'autre à la formation des anisospores. Mais il l'a fait surtout par des images d'ensemble, sans aller jusqu'à l'analyse des caractères cytologiques proprement dits. C'est WALTER HUTH (**1913**) qui dans un mémoire remarquablement illustré a bien précisé ces caractères pour *Thalassicolla spumida* et *Th. nucleata*. Il n'a malheureusement étudié les spores que d'une manière très insuffisante, et sans le travail de BRANDT (**1905**) on ne saurait pas à quelles formes sporales aboutissent les phénomènes cytologiques décrits. La terminologie de HUTH est d'ailleurs différente de celle de BRANDT. La série de phénomènes désignée par BRANDT sous le nom d'*Isosporenbildung* est appelée par HUTH : *Spindelkernserie* et considérée par lui comme une macrogametogénèse ; l'*Anisosporenbildung* de BRANDT est la *Schlauchkernserie* de HUTH qui la donne comme une microgametogénèse. Dans HUTH il n'est point question d'isospores ou spores asexuées. Ceci soit dit seulement pour la clarté de cet exposé. Une erreur que nous

1. « Die Form ist, wie die Figuren zeigen, bei beiden dieselbe — etwa bohnenförmig, mit abgerundeten Enden. Am Körper verlaüft eine schräge Furche, die den Anisosporen von *Thalassicolla* und auch von manchen Sphærozoen eine grosse Ähnlichkeit mit gewissen Dinoflagellaten, Z. B. *Gymnodinium*, verlieht. Diese Ähnlichkeit wird in auffalendem Grade noch dadurch erhöht dasz die eine der stets vorhandenen zwei langen und feinen Geiszeln sich schlängelnd in der Furche schwingt, wärhend die andere frei nach hinten gerichtet ist... » BRANDT (**1905**, p. 253.

allons découvrir, grâce à notre connaissance des Péridiniens parasites, est à la base de tout ce qui a été écrit d'objectif et de spéculatif sur la double sporogénèse des Radiolaires.

C'est au travail de HUTH, illustré de très belles microphotographies, que nous empruntons les descriptions et les figures ci-après. Nous adoptons sa terminologie qui est moins interprétative que celle de BRANDT.

FORMES INDIFFÉRENCIÉES. — Seul le contenu de la capsule centrale nous intéresse ici. Cette capsule peut mesurer 1.300 μ de diamètre (chez *T. spumida*). Elle contient au centre d'une masse cytoplasmique un gros noyau dont le diamètre peut atteindre 800 μ. La zone moyenne du cytoplasme est creusée de grosses vacuoles pleines de graisse. La membrane nucléaire est épaisse, mais percée de nombreux pores. Le contenu nucléaire est — sur matériel fixé — un granulum peu chromatique et un *Binnenkörper* ou caryosome, chargé de chromatine, de forme boudinée et contournée (fig. CXL A.B.*c*.).

C'est à partir de cette forme indifférenciée que peuvent se dérouler les deux séries parallèles et indépendantes de phénomènes.

SÉRIE A OU « SPINDELKERNSERIE ». — Dans le noyau, après une dissolution des caryosomes et une expulsion de chromatine dans le cytoplasme, qui a sans doute la signification d'une épuration nucléaire, apparaissent, au centre (*Th. nucleata*), puis à la périphérie des spectres fusoriaux, d'abord unipolaires, dont les fibres s'irradient à partir de centrosphères contenant des centrioles. Ces spectres accolés par leur pôle à la membrane nucléaire soulèvent celle-ci à leur niveau. Là elle se dissout, de sorte que du noyau en désintégration surgissent de toutes parts dans le cytoplasme des fuseaux devenus bipolaires dont les fibres se chargent d'un peu de chromatine. Ce sont là des noyaux fils en très active multiplication. Ces noyaux fils, devenus très nombreux, occupent d'abord tout l'espace du noyau primaire entièrement dissous, puis le cytoplasme périphérique.

Dès le début de cette évolution, la graisse, qui existait dans le cytoplasme périphérique sous forme de gros globes, se fragmente en une infinité de gouttelettes. De sorte que lorsque les spores s'individualisent autour de chacun des noyaux, celles-ci se trouvent contenir chacune plusieurs gouttelettes graisseuses.

Les spores résultant de cette évolution mesureraient de 6 à 10 μ. Elles auraient deux flagelles polaires antérieurs insérés de part et d'autre d'une vésicule contenant des globes graisseux.



FIG. CXL. D'après W. HUTH (1913) A, secteur d'une coupe diamétrale de la capsule centrale de *Thalassicolla spumida* au stade dit indifférencié ; *p, c*, paroi de la capsule centrale. *n*, noyau. *c*, caryosome (= Binnenkörper) ; *g*, globe de graisse; B, noyau d'un autre individu où sont apparus à côté des caryosomes (*c*), des tubes (*t*) plasmodiaux; C. portion grossie d'un semblable noyau ; D, Thalassicolle au stade de l'irruption des tubes plasmodiaux dans le cytoplasme; E, stade plus avancé de la poussée des tubes plasmodiaux (plus faible grossissement) ; F, encombrement de la capsule centrale par les tubes plasmodiaux. Disparition du noyau. Stade précédant de peu la sporulation. A. B. C. D. F. calqués sur des microphotographies ; E, calqué sur un dessin.

1. HUTH. D'après les microphotographiess de HUTH il y aurait une diminution progressive et considérable de la taille des noyaux des tubes plasmodiaux au cours de la sporulation. Sans contester la diminution de la taille des noyaux, nous pensons qu'il doit y avoir des séries à gros noyaux et des séries à petits noyaux, les unes fournissant les macrospores, les autres les microspores. L'existence de ce dimorphisme des spores de la série B (Schlauchkernserie) n'a pas été signalé par HUTH, mais il a été nettement établi par BRANDT (1905). Il est d'ailleurs conforme à ce que nous connaissons chez les *Syndinium*.

En résumé cette évolution est caractérisée :

1° Par une division nucléaire multiple qui — abstraction faite de toute spéculation théorique — doit être assimilée à une mitose multipolaire, avec centrosphères bien définies (Cf. MOROFF 1910) d'où procèdent des noyaux fils.

2° Par le mode de caryodiérèse de ces noyaux : métamitose parfaite (centrosphères, asters, fuseaux, mise au fuseau de la chromatine en plaque équatoriale).

3° Par la désintégration complète du noyau primaire sans reliquat.

4° Par la fragmentation de la graisse en fines gouttelettes qui entrent dans la constitution des spores.

5° Par le fait que les noyaux secondaires en division sont épars, situés à même le cytoplasme du Radiolaire.

Tout autrement se présentent les phénomènes qui constituent la série B ou « Schlauchkernserie ».

SÉRIE B OU « SCHLAUCHKERNSERIE ». — Dans le noyau, dont la structure ne se modifie pas sensiblement (persistance des nucléoles), apparaissent — les auteurs ne disent pas clairement comment ni aux dépens de quoi — des *noyaux secondaires groupés dans des tractus tubulaires, d'une substance fondamentale hyaline bien distincte du caryoplasme* (fig. CXL B. C. *t.*)[1].

Ces tubes s'allongent tandis que leurs noyaux se multiplient. Ils percent la membrane nucléaire et poussent dans le cytoplasme en direction centrifuge, non sans se contourner ni se ramifier. Le *cytoplasme de ces tubes est bien distinct de celui du Radiolaire* (fig. CXL D. E. *t.*, CXL *bis* A.)[2]. Ces productions finissent par encombrer toute la capsule centrale, où elles sont ordonnées en travées radiaires périphériques, contenant d'innombrables noyaux fils (fig. CXL F.).

1. BRANDT (1905) et HUTH (1918) ne sont pas d'accord quant aux stades initaux des deux séries. BRANDT place une figure fusoriale au début de la série B (Anisosporenbildung) qui correspond à celle que HUTH place au début de la série A (Spindelkernserie). Inversement il place au début de la série A le début de la série B (sortie des tubes nucléés du noyau) (Schlauchker. serie de HUTH). Les sériations établies par HUTH d'après l'étude minutieuse des caractères cytologiques sont très complètes et ne laissent pas de doute quant à leur exactitude.

2. Ces détails sont bien visibles sur les microphotographies, et l'auteur y insiste dans son texte à maintes reprise. Par exemple : « Die Tochterkerne gruppieren sich — noch in Primärkern verbleibend — zu Reihen, die eine Schlauchförmige hyaline Grundlage haben, wie solche in fig. 41, 45 und 46, Taf. 4 u. 5 klargestellt sind. » (p. 44), ou encore : « In fig. 61 (aus 54, 55) erscheinen die Schlaüche als völlig plasmatische, kräftige, langgestreckte Gebilde » (p. 45). Enfin cette phrase dont la partie en italique est en caractères gras dans le texte original : « Ganz charakteristisch ist nun weiterhin der Vorgang, wie die zunächst in dem Primärkern ruhenden *Tochterkernschläuche den Primärkern verlassen* » (p. 45), complétée par celle-ci : « Diese Schlaüche wandern in einem kurzmomentigen Akt aus dem Primärkern aus (fig. 47, 162, 163, Taf. 5 u. 19) indem sie Kernmembran durchbrechen ».

On ne peut mieux définir ici la structure de ces noyaux et leur mode de division qu'en disant que les images en sont exactement, rigoureusement superposables à celles que nous ont fournies les noyaux des *Syndinium* : noyaux toujours en division, à chromosomes noueux ou v rrugueux très chromatiques, formant des fuseaux bipolaires sans centres bien individualisés, ni figure achromatique, ni plaque équatoriale[1] (fig. CXL *bis* A.B.).

A la fin de la multiplication nucléaire, ces fuseaux ne se reconstituent plus à l'état bipolaire. Leurs chromosomes se condensent et il en résulte,

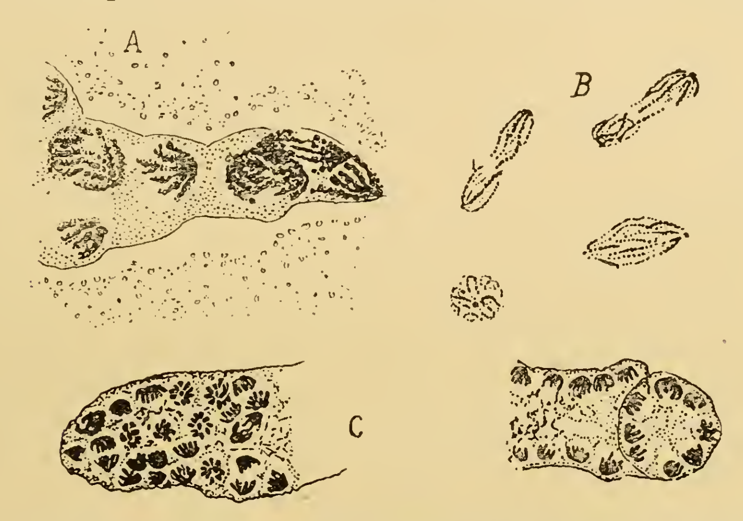


FIG. CXL *bis*. A et C d'après W. HUTH (1913) ; B, d'après BORGERT (1909). A, structure de l'extrémité d'un tube plasmodial de *Thalassicolla spumida*. B, dinomitoses dans un plasmode. C, structure des tubes plasmodiaux à la fin de la poussée. On compte 10 chromosomes dans les demi-fuseaux vus par leur pôle. Comparer ces figures à nos figures de *Syndinium turbo* : 154, 155, 156, 158, pl. XIV.

exactement comme chez les *Syndinium*, une figure en candélabre. Sur celles des figures de W. HUTH, où l'on peut compter ces chromosomes, on se rend facilement compte qu'ils sont ici aussi au nombre de dix (fig. CXL *bis* C.).

Les travées nucléées se dissocient en éléments où les noyaux peuvent encore se scinder en 2, 4, 8 noyaux fils qui sont ceux des futures spores. Ces noyaux sporaux ont la structure typique des dinokaryons au repos.

Les spores ne mesurent ici que de 2 à 5 μ. Elles auraient la même

1. HUTH donne à ces caractères cette expression mystique : « Die Chromosomen sind dabei so stark chromatisch, dasz bei normaler Differenzierung die lokomotorischen Komponenten (Centriol u. Spindel) völlig verdeckt sind » (p. 43) où se retrouve l'influence du dogme du dualisme nucléaire, dont tout le mémoire de HUTH est d'ailleurs imprégné. Il dit plus loin, plus objectivement : « Eine Phase allein dominiert, die wohl zwischen Ana-und Telophase steht » (p. 44) (Cf. *Syndinium*, p. 297).

forme que celles de la série A, mais seraient uniflagellées. Il est certain que les figures données par HUTH de ces éléments, pour l'une et l'autre série ne correspondent pas à des états normaux ou parfaits.

Autres caractères importants de cette évolution : 1° le noyau primaire demeure à l'état de vésicule bien individualisée longtemps après l'irruption des tubes nucléés dans le cytoplasme, sans que sa structure initiale soit même nettement altérée (fig. CXL E.). Dans la série A le noyau, était au contraire entièrement employé à la construction des noyaux fils [1].

2° Les globes graisseux cytoplasmiques ne se fragmentent pas, mais ils se dissolvent complètement. Nous savons que chez les Copépodes parasités par les *Syndinium* le lipochrome de l'hôte est aussi entièrement dissout et qu'il communique sa teinte à la masse entière du plasmode (p. 299).

Répétons que cette évolution a été bien vue dans son ensemble par BRANDT (1905) et que cet auteur a établi qu'elle aboutissait à la formation des anisospores gymnodiniformes.

INTERPRÉTATION DES DEUX MODES DE SPOROGÉNÈSE. REPRODUCTION VRAIE ET PARISITISME. — Il n'est pas contestable, étant donné le mode par lequel elle débute à partir du noyau primaire (mitose multipolaire) que la sporogénèse A dite isosporogénèse (*Isosporenbildung, Spindelkerngenese, Macrogametenbildung*) soit une évolution prore au Radiolaire.

Quant au processus appelé par BRANDT *Anisosporenbildung*, par BORGERT *Gametenbildung* (chez *Thalassicolla*, et non chez *Aulacantha*), par HUTH *Schlauchkerngenese* ou *Macrogametenbildung*, j'émets au contraire l'opinion qu'il n'est pas du Radiolaire, mais d'un Péridinien parasite du Rhizopode, qui en infeste le noyau d'abord, le cytoplasme ensuite, auquel il se substitue progressivement, entièrement, puis sporule. La recherche et l'étude minutieuse des tous premiers stades intranucléaires fournira la démonstration de cette opinion.

Les caractères des stades végétatifs de ce parasite sont exactement ceux d'un *Syndinium*.

Je pense que les spores gymnodiniennes décrites par BRANDT chez *Thalassicolla nucleata* sont les dinospores de ce Péridinien. J'ai des croquis de spores de *Syndinium* rapidement exécutés à la chambre claire,

1. « Der Primärkern bleibt in vollem Umfange während der ganzen ersten Tochterkernbildung fast unverändert erhalten (fig. 45-46) », (p. 48).

d'après des éléments mobiles, qui reproduisent tout à fait les silhouettes données par Brandt. Les dinospores issues des Thalassicolles offrent un dimorphisme (et peut-être un polymorphisme) comparable à celui des spores des *Syndinium*.

La constatation de spores gymnodiniennes également dimorphes tirant leur origine des Polycyttaires (*Sphærozoum*) permet de présumer l'existence chez les Radiolaires coloniaux aussi, de Dinoflagellés parasites. Ils y sont peut-être représentés par les corps extracapsulaires, dont la signification est encore mal connue. (V. Hartmann et Hammer, **1909**.)

Il me paraît probable que l'étude systématique des spores issues des Radiolaires, dans des conditions convenables, fera reconnaître la nature dinoflagellée d'une certaine proportion de ces éléments, et montrera que bien des espèces de ces Rhizopodes peuvent être les hôtes de Péridiniens.

Une telle notion est entièrement nouvelle. On ne connaissait jusqu'ici, que je sache, comme parasites des Radiolaires que les énigmatiques Silicoflagellés [1] (genres *Distephanus*, *Mesocena*, etc.) et les encore plus énigmatiques *Amœbophrya* (*A. sticholonchæ*, *A. acanthometræ*) qui n'ont rien de commun avec nos Dinoflagellés.

Cependant, dans son mémoire sur *Amœbophrya Sticholonchæ*, Borgert (**1897**) décrit des formations situées dans le cytoplasme de l'hôte, qu'il considère comme parasitaires. Ce sont des corps sphériques colorables, des noyaux contenus dans une masse cytoplasmique commune, bien distincte de celle de l'hôte. La masse s'accroît, les noyaux se multiplient et il se forme en définitive des corps uninucléées contenus dans des vacuoles du *Sticholonche*. Rien ne permet de penser qu'il puisse s'agir là d'un Péridinien.

En **1909**, Borgert a rappelé cette observation (p. 244) et émis des doutes sur la nature parasitaire des formations observées, qui pourraient être des chromidies génératives. Cependant l'auteur conservait l'intuition que l'existence de semblables parasites chez les Radiolaires pouvait être une cause d'erreur dans l'étude de leur reproduction : « Wie in so viel anderen Fällen, so ist auch hier die Entscheidung der Frage, ob es sich um Fortpflanzungszutände des Tieres selbst oder um Entwicklung parasitärer Organismen handelt, nur durch eingehende, auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen und streng Kritische Bewertung der einzelnen Tatsachen möglich. »

1. Si tant est que ceux-ci ne soient pas des formes de reproduction des Radiolaires.

Et BORGERT indique même l'un des critériums qui nous a servi plus haut à plaider la nature parasitaire des « Schlauchkernen » : « Für die parasitäre Natur der Kernhaufen könnte wohl der Umstand sprechen, dasz die Kerne in eine Plasmamasse eingebettet sind, die sich anders als das umgebende Plasma der *Sticholonche* färbt ». Et généralement, il conclut comme je le ferais moi-même : « Besteht die Annahme, dasz hier wirklich Entwicklungszustände eines Parasiten vorliegen, zu Recht, so wäre noch die Frage nach den nächsten Verwandten dieser Form in Betracht zu ziehen. »

CONCLUSIONS. — Comme conclusions plus particulières et plus précises de cette brève étude critique je dirai :

1° Notre connaissance des *Syndinium* des Copépodes nous permet d'affirmer l'existence de formes très voisines, parasites des Radiolaires, où leur évolution a été décrite comme la gametogénèse de l'hôte (Anisosporogénèse). (De semblables erreurs ont été commises dans un grand nombre de cas chez les Protistes[1] Cf. *Duboscquella*, p. 322.)

2° Des Péridiniens sont capables de parasiter non seulement le cytoplasme, mais même le noyau cellulaire.

3° Des spores issues des Radiolaires et jusqu'ici connues, les seules que l'on puisse attribuer à ces Rhizopodes sont celles qui sont piriformes, et qui possèdent deux flagelles égaux à insertion polaire ou subpolaire (isospores)[2].

4° L'étude des Polycyttaires, où l'on décrit au moins quatre modes distincts de reproduction devra être révisée à la lumière de la critique que nous venons de faire. Il y a de fortes présomptions que les « corps extracapsulaires » soient de nature parasitaire.

Ces conclusions réduisent à néant toutes les spéculations qui ont pour point de départ l'erreur que nous venons de signaler.

PARASITES PRÉSENTANT AVEC LES PÉRIDINIENS DES AFFINITÉS PROBABLES OU POSSIBLES

Pour passer ces formes en revue, nous devrions adopter l'ordre même dont nous avons usé pour les Péridiniens stricts. Mais outre que deux des catégories topographiques : les parasites à siège intestinal, et les para-

1. L'histoire de la reproduction sexuée des Mastigamibes (GOLDSCHMIDT 1906) en est un des plus beaux exemples.

2. Je figure ci-dessus les flagellispores d'un *Sphærozoum*, observées et dessinées in vivo à Banyuls (fig. CXXXIX *ter*, H).

sites des œufs et des protistes font ici défaut, cet ordre aurait le grave inconvénient de nous forcer à aborder l'étude et la discussion de formes telles que les *Ellobiopsidae* qui sont des parasites externes, mais dont l'évolution et les spores sont inconnues, et dont les affinités sont par conséquent très obscures, avant celles des *Paradinidae*, dont la connaissance, beaucoup plus avancée, pourra servir notre discussion des *Ellobiopsidae*. L'ordre adopté sera donc le suivant :

Les *Paradinidae*, parasites coelomiques des Copépodes.

Les *Blastuloidae* (*Neresheimeria* [= *Lohmanella*]), parasites de l'appareil génital des Fritillaires.

Les *Ellobiopsidae*, parasites externes des Crustacés.

LES PARADINIDÆ

Sommaire

J'ai déjà indiqué brièvement (p. 278) les raisons qui m'ont amené à créer ce groupe, qui comprend les deux genres *Paradinium*, Chatt. **1910** (le type du groupe) et *Atelodinium n. gen.* De l'espèce que je décris plus loin sous le nom de *Atelodinium parasiticum*, il faudra probablement faire ultérieurement un troisième genre.

Le mode d'existence des Paradinides, leur localisation parasitaire, pouvaient leur assigner une place tout à côté des *Syndinium*. Comme eux, ils se développent dans la cavité générale des Copépodes pélagiques, comme eux ils végètent à l'état de plasmodes qui, à maturité, se résolvent en spores.

Mais la structure de celles-ci, les caractères cytologiques du plasmode, ceux des stades initiaux de l'infection, montrent qu'il faut faire une large part à la convergence dans ce qu'ils paraissent avoir de commun avec les *Syndinium*. Ce ne sont pas en effet des Péridiniens stricts. Mais leurs affinités avec ceux-ci sont cependant très réelles et leur connaissance est indispensable pour apprécier l'extension du groupe et ses relations avec les flagellés des autres ordres. Et nous ne pouvions d'ailleurs mieux mettre en lumière, à la fois les analogies et les différences qu'ils présentent avec les *Syndinium* qu'en traitant non loin d'eux, dans cette monographie.

Entre un plasmode de *Syndinium* et un plasmode de Paradinide, examinés chez l'hôte vivant, et suivis jusqu'à la sporulation comprise, les ressemblances sont telles que je suis resté plus de trois ans après la découverte des *Syndinium*, sans soupçonner qu'il existait chez *Paracalanus parvus*, à côté du *Syndinium turbo*, des *Paradinides* dont l'un s'y révèle maintenant fréquent.

Cependant, j'étudiais depuis 1907 déjà chez *Acartia clausi* GIESBRECHT copépode des plus communs à Banyuls, un *Paradinium* que POUCHET en 1890 avait découvert à Concarneau chez *Acartia* (*Dias*) *longiremis* LILLG. Après en avoir complété l'étude, j'ai fait de ce parasite, dont POUCHET avait bien vu les stades évolutifs avancés, mais qu'il n'avait point nommé, le type du genre *Paradinium*, dont le nom est choisi pour exprimer à la fois les liens et les différences qu'il présente avec les Péridiniens stricts. A ce genre type du groupe, j'ajouterai ici un genre nouveau : *Atelodinium*, qui comprendra provisoirement deux espèces parasites de *Paracalanus parvus*.

J'étudierai successivement les deux genres, puis je signalerai brièvement des Paradinides d'identité générique et spécifique douteuses, parasites d'*Oithona similis*, de *Centropages typicus* et de *Clausocalanus arcuicornis* observés seulement d'une manière fortuite.

Genre **PARADINIUM** CHATTON 1910

Fig. 42, pl. IV ; 161-170, pl. XV ; 184-186, pl. XVII

Flagellé parasite viscéral, POUCHET (1890, p. 312).
Paradinium CHATTON (1910, p. 341).

Espèce type du genre : *Paradinium Poucheti* CHATTON (1910).

Sommaire

Paradinium Poucheti CHATTON, 1910

(mêmes figures que pour le genre)

Flagellé parasite viscéral, POUCHET (**1890**, p. 312-313).
Paradinium Poucheti CHATTON (**1912**, p. 341-342).

Type de l'espèce, parasite dans la cavité générale d'*Acartia Clausi* GIESBRECHT à Banyuls-sur-Mer. Printemps, été, automne. Fig. 42, pl. IV; 161-170, pl. XV; 184-186, pl. XVII.

HOTE. — *Acartia Clausi* est un des Gymnopléens que l'on trouve à Banyuls, dans le plancton littoral, avec la plus grande constance et la plus grande abondance. Certains jours, il en constitue à lui seul presque toute la masse. Il m'a semblé que ceci se présentait surtout lorsque le vent du nord venait de souffler avec violence. Je l'ai observé d'avril à décembre. En mars-avril 1911, à Villefranche, il faisait défaut. D'après VAN BREEMEN-HAAG (**1908**), c'est une forme eurytherme, à large répartition : Méditerranée, Atlantique, Océan Indien.

POUCHET (**1890**) a déterminé *Dias longiremis* l'hôte du *Paradinium* qu'il a observé à Concarneau. Disons de suite que BRADY (**1883**), puis GIESBRECHT (**1891**) ont montré que le genre *Dias* de LILLJBORG (**1853**) devait être confondu dans le genre *Acartia* de DANA (**1846**).

Mais des deux espèces : *Acartia Clausi* GIESBRECHT et *A. longiremis* LILLJ., il est difficile de dire laquelle POUCHET a eu sous les yeux. Ce n'est en effet qu'en **1889** que GIESBRECHT a distingué *A. longiremis*, de l'ancienne et composite *A. longiremis* de LILLJBORG. La répartition des deux espèces n'est pas tout à fait la même. GIESBRECHT considère *A. clausi* comme un des Copépodes spéciaux aux régions froides, et VAN BREEMEN HAAG ne le signale pas au sud de la Méditerranée. On ne peut donc tirer de là aucune présomption relativement à l'identité de l'espèce de POUCHET. Il est cependant intéressant de noter que CANU (**1892**) n'a pêché sur la côte du Boulonnais qu'*Acartia Clausi*. Quoiqu'il en soit de l'identité de l'hôte, la description que POUCHET (**1890**) a donnée de son « flagellé parasite viscéral » s'applique en tous points au *Paradinium Poucheti* des *Acartia Clausi* de Banyuls.

Cette description, bien que très brève, contient d'importantes observations sur les stades avancés de l'évolution du parasite et traduit bien sa physionomie générale. Je la reproduis ici in extenso :

Je trouve au commencement d'avril, à Concarneau, en abondance, *Dias longiremis* femelle infestée par un parasite qui en occupe toute la

cavité viscérale, sauf d'étroits espaces où circule encore le sang, la place des muscles, le cœur et l'appareil nerveux complètement enveloppé lui-même par la production parasitaire. Celle-ci se présente sous la forme d'une masse granuleuse où plongent des noyaux sphériques mesurant environ 3 μ. La masse entière paraît divisée en fragments destinés à s'isoler lors de l'expulsion.

Le canal digestif offre des aliments à son intérieur, et l'animal ne paraît pas souffrir de la présence du parasite qui occupe environ la moitié du volume total de son corps, sans pénétrer toutefois dans les antennes ni dans les membres.

L'expulsion se fait par l'anus, sans doute à la suite de quelque déchirure ou résorption interne. La masse expulsée est d'abord animée de mouvements amiboïdes, prend la forme sphérique et aussitôt s'entoure d'une enveloppe muqueuse. Après vingt-quatre heures, la masse granuleuse s'est individualisée autour de chaque noyau et a donné naissance à des êtres très actifs, à forme allongée, mesurant 12 à 14 μ, munis de deux flagelles insérés vers une extrémité un peu élargie, au niveau d'une sorte de sillon qu'avoisine le noyau petit et sphérique. En même temps, l'enveloppe muqueuse se dissout dans l'eau, et les êtres qu'on peut rapprocher des Péridiniens, et qui rappellent en tous cas les zoospores de certaines algues, se répandent dans l'eau.

Ce parasite ne s'est montré à nous que sur les femelles, presque sur toutes les femelles. En même temps, leurs ovaires avaient disparu. Il semblait cependant qu'on fut à l'époque de la fécondation, car quelques-unes portaient des spermatophores. On voyait également les spermatophores en formation chez les mâles.

Le 25 mai, environ six semaines plus tard, on retrouve encore des femelles de *Dias longiremis* infestées, mais on ne constate plus l'émission des masses destinées à se transformer au dehors en flagellés libres. On voit en même temps une moitié environ des femelles qui ne sont pas infestées et dont les ovaires en développement ne permettent aucune confusion avec les masses décrites plus haut.

Claus semble avoir vu ce parasite, sans toutefois en avoir suivi l'évolution.

Je me dispenserai de rééditer à la suite de cette note celle où j'ai complété et précisé l'étude du cycle évolutif du parasite des *Acartia*, puisque ce chapitre n'en est en somme que le développement.

La description que j'ai faite au chapitre précédent de la cavité géné-

rale de *Paracalanus parvus* s'applique, à peu de détails près, à celle d'*Acartia clausi*. Il n'y a d'ailleurs pas ici, étant donnée la morphologie des jeunes stades de *P. Poucheti*, de confusion possible entre ceux-ci et la glande génitale ou tout autre organe de l'hôte.

I. Stades végétatifs.

Stades jeunes du parasite. Filoplasmode. — Pouchet n'a reconnu le parasite qu'à partir du moment où le plasmode est déjà constitué. Or, chez les *Paradinium*, au contraire, de ce que nous avons vu chez les *Syndinium*, la condition plasmodiale massive n'est pas primitive. Au stade le plus reculé, le parasite se présente en effet dans la cavité générale sous forme d'éléments cellulaires uni — ou binucléés, amiboïdes, à longs pseudopodes filamenteux et ramifiés au moyen desquels ils sont associés en chaîne ou en réseau (fig. 161). Ce réseau, plus ou moins dense selon son état de croissance, est bien visible dans la cavité dorsale où il s'étend entre la paroi intestinale et celle du vaisseau cardiaque, quelques-uns des individus étant intimement accolés à l'une ou à l'autre des parois.

Le diamètre moyen de ces corps amœboïdes est de 5 à 7 μ. Le cytoplasme se montre assez nettement différencié en endoplasme, et en ectoplasme, celui-ci plus clair que celui-là, tous deux sans inclusions. Le noyau, englobé par l'endoplasme, est bien visible : vésicule sphérique de 4 μ de diamètre, clair, à caryosome central sombre. L'ectoplasme forme les pseudopodes qui sont de longueur très inégale. Il y a des pseudopodes qui se terminent librement dans la cavité générale (*pseudopodes libres*) et d'autres, généralement deux par individu, qui sont tendus entre deux corps amoeboïdes voisins (*pseudopodes connectifs*). Les uns et les autres sont filamenteux et dessinent de fines sinuosités, comme font les fibres élastiques non tendues. Les pseudopodes libres, surtout, portent de nombreuses branches d'inégal développement. Ils forment par leur base élargie des cônes ectoplasmiques qui font aux cellules un contour anguleux. Et par leur silhouette générale, celles-ci rappellent beaucoup les cellules nerveuses étoilées avec leurs dendrites (pseudopodes libres) et leur filament de Deiters (pseudopode connectif).

L'union des cellules les unes aux autres par leurs pseudopodes réalise aussi, en vérité, un état plasmodial, mais qui n'est pas, on le voit, comparable au plasmode massif des *Syndinium*. C'est ce que, chez les Labyrinthulés, qui seuls fournissent l'exemple d'une organisation semblable, Delage et Hérouard (1895) ont appelé un *filoplasmode*.

L'état amiboïde et la condition filoplasmodiale des stades jeunes ont complètement échappé à POUCHET (1890). Nous les verrons réapparaître au cours de l'évolution, avant et après la sporulation. Nous ne connaissons rien de semblable chez les *Syndinium*.

FORMATION DU PLASMODE MASSIF. SON EXTENSION. — Certaines des cellules amiboïdes du filoplasmode contiennent deux noyaux. Il ne me paraît pas douteux qu'il y ait durant un certain temps, très court il est vrai, mutliplication binaire de ces cellules. Comment expliquer autrement l'existence même du filoplasmode ? Les éléments qui le constituent n'ont certainement pas pénétré indépendamment et simultanément la cavité générale du Copépode. Mais cette phase de multiplication binaire est de courte durée. La scission cytoplasmique se trouve rapidement devancée par les divisions nucléaires, et il se constitue de ce fait d'abord des éléments binucléés, puis quadrinucléés. Et il semble que dépassé ce stade à 2 noyaux, ces éléments sont incapables de se fragmenter. La multiplication nucléaire s'y poursuit en effet donnnant de petits plasmodes à 3, 4, 5 noyaux. Il est à remarquer que la progression du nombre des noyaux n'est pas du tout géométrique. Les figures de division ne sont pas visibles sur le vivant. La figure 162 représente un stade de l'extension du plasmode dans la région dorsale du copépode. Elle montre comment par la croissance de petits plasmodes, la cavité générale est progressivement envahie par une poussée de bourgeons encore pourvus de pseudopodes.

Un autre stade est représenté par la figure 163 où l'on voit une lame plasmodiale enserrer l'intestin, une autre doubler la paroi du corps, réunies l'une à l'autre par des trabécules qui émettent encore çà et là des pseudopodes. Notons que ce plasmode n'est pas indivis. Il apparaît lobé, parce qu'il est en réalité, comme le montrent les coupes, formé de plusieurs plasmodes contigus, qui ne deviendront concrescents que plus tard.

CROISSANCE ET STRUCTURE HÉTÉROGÈNES DU PLASMODE. PLASMODE QUIESCENT. FOYERS DE PROLIFÉRATION OU BLASTODES. — Mais dès ce stade, un examen très attentif du plasmode révèle que sa structure n'est pas homogène dans toute son étendue. Dans les grosses lames, dans les masses les plus volumineuses, les noyaux plutôt ellipsoïdaux que sphériques siègent dans le cytoplasme, à égale distance les uns des autres. Ils mesurent 6 μ selon leur plus grand diamètre Leur contenu est si clair que la vésicule paraît vide. Tout au plus y voit-on quelquefois un ou deux petits corps très peu réfringents qui sont les caryosomes. Le

cytoplasme périnucléaire montre très souvent une fine striation perpendiculaire à la membrane nucléaire, faisant au noyau comme une très délicate auréole radiée.

Dans toutes les parties du plasmode qui présentent cette structure, la multiplication nucléaire est terminée ; les noyaux pourront encore s'accroître et augmenter leurs distances, par suite de l'accroissement cytoplasmique, mais tout cela dans une faible mesure. C'est du *plasmode quiescent* qui ne concourt plus à l'envahissement de la cavité générale. Il est en situation d'attente.

Ca et là dans cette masse, et surtout à sa surface, on voit de petits ilots de plasmode où les noyaux restés sphériques, d'une taille un peu inférieure à celle des noyaux quiescents, sont groupés en amas où ils sont contigus ou serrés à se comprimer les uns les autres. Ces noyaux contiennent de un à quatre caryosomes, plus volumineux que ceux des noyaux quiescents. Le cytoplasme de ces ilots apparaît un peu plus dense et un peu plus sombre que celui du plasmode quiescent. Il ne montre jamais d'auréole radiée autour des noyaux. Il est en pleine croissance. Les noyaux sont en pleine multiplication. C'est là qu'est localisée toute la puissance expansive du parasite. Ce sont ces foyers de prolifération ou *blastodes* qui produisent sans cesse cytoplasme et noyaux. Ceux-ci, passant ensuite à l'état de repos, s'ajoutent à la masse du plasmode quiescent.

Extension et localisation du plasmode. — L'examen *in vivo* du Copépode parasité ne donne pas une idée exacte et complète de l'extension et de la localisation du plasmode à l'intérieur. Il faut pour cela étudier les coupes sériées. C'est qu'ici le plasmode n'est pas comme celui des *Syndinium*, uniformément répandu dans tous les espaces libres et dans tous les interstices de la cavité générale. Il respecte lui aussi le cœur et le vaisseau dorsal très développés des *Acartia*. De plus, il ne pénètre jamais l'abdomen et les appendices. A son maximum d'extension, il forme deux masses principales longitudinales, parallèles, allant du niveau de la bouche, jusqu'au bout du thorax, situées de part et d'autre du tube digestif et de l'appareil circulatoire. Elles occupent à peu près la situation des ovaires et constituent de beaucoup la partie la plus importante du plasmode. Nous les appellerons masses génitales.

Ces masses génitales envoient, dans les espaces qui séparent les faisceaux musculaires céphalothoraciques, des expansions qui s'étalent en lames contre les parois latérales du corps. Ce sont les lames pariétales.

Elles se terminent en avant, en se bifurquant en deux cornes, l'une qui s'accole à la paroi latérale du corps, l'autre qui s'accole au vaisseau dorsal et forme à celui-ci, en se soudant à sa symétrique, une gaîne complète.

Enfin, il existe autour du système nerveux ventral, une lame plasmodiale qui, au niveau de la région postérieure du céphalothorax, lui forme un manchon complet et très épais, qui se trouve d'ailleurs là en continuité avec les masses génitales. Plus en avant, le manchon s'ouvre ventralement et se réduit à un coussin plasmodial situé entre le système nerveux et la paroi ventrale et qui va s'amincissant d'arrière en avant.

Cette disposition est à peu près constante. Ce qui l'est moins, c'est la répartition des blastodes dans le plasmode quiescent. Une grande partie d'entre eux sont superficiels. Mais il en est de profonds qui découpent les plus grosses masses plasmodiales. Leur nombre dépend, d'ailleurs, du degré de développement du plasmode et de son âge.

Le plasmode jeune affecte à peu près la même disposition que le plasmode adulte, mais, au lieu de former des masses, il forme des lames, ou même, à leur place, un réseau plus ou moins dense.

La lame perinervienne se constitue toujours d'une manière précoce et la prolifération ne se produit pas seulement en surface, mais aussi en profondeur, et il n'est pas rare de voir des bourgeons du plasmode, généralement uninucléés, en plein tissu nerveux.

Il va sans dire que le développement du plasmode a pour effet la régression précoce et totale de la glande génitale.

Vu sous l'épaisseur même du copépode, le plasmode a une teinte grise-jaunâtre, légèrement enfumée qui permet de reconnaître, même à un faible grossissement, les individus parasités. Cette teinte n'a pas été donnée dans les planches pour simplifier la reproduction lithographique.

II. Structure du plasmode.

Cytoplasme. — Le cytoplasme du plasmode jeune et des blastodes est comme celui des *Syndinium*, finement granuleux et fortement basophile. Sa surface est tout à fait nue. Au fur et à mesure que le plasmode avance en âge et perd son activité, le cytoplasme devient plus homogène et moins colorable par les couleurs basiques.

Noyaux. — Les noyaux jeunes sont sphériques, ils mesurent de 4 à 5 μ de diamètre. Ils sont aussi, comme ceux des *Syndinium*, dépourvus de membrane propre et consistent en une simple vacuole creusée dans le cytoplasme. Mais c'est là un stade tout transitoire. Il se

forme rapidement une membrane que met bien en relief sa basophilie.

La chromatine, au lieu d'être, comme chez les *Syndinium*, entièrement employée à former les chromosomes, se trouve ici, uniformément répandue dans la vésicule nucléaire sous forme d'un granulum grossier et très colorable dans les noyaux actifs, plus fin et moins chromatique dans les noyaux quiescents. Dans ceux-ci, la chromaticité du contenu nucléaire peut même s'abaisser au dessous de celle du cytoplasme. Jamais cette chromatine ne se présente dans le noyau au repos sous forme de chromosomes. Et c'est là surtout ce qui différencie, et d'une manière très nette, le noyau paradinien du noyau syndinien et du dinokaryon en général.

Outre cette chromatine diffuse, nous trouvons encore dans la vésicule nucléaire, un ou plusieurs nucléoles très chromatiques. Lorsqu'il est unique, le nucléole est gros, notablement plus gros que celui des *Syndinium* et donne au noyau l'aspect d'un protokaryon. Lorsqu'il y a plusieurs nucléoles, et il peut y en avoir jusqu'à quatre, ceux-ci sont de taille inégale. Il y en a toujours un plus gros que les autres et dont ceux-ci procèdent par bourgeonnement (nucléole principal ou caryosome). Ces nucléoles sont, au cours du passage du plasmode de l'état actif à l'état quiescent, progressivement résorbés, les plus petits d'abord. Le plus gros peut persister très longtemps, et il laisse de lui un petit corpuscule sidérophile au centre du noyau, qui représente, semble-t-il, quelque chose de plus qu'un vestige nucléolaire ; très vraisemblablement un centriole contenu dans le plus gros nucléole, qui aurait ainsi valeur de caryosome, au sens complet du terme, tel que je l'ai défini en **1910** *d*. Dans les plasmodes très âgés, ce grain finit pas disparaître lui-même. Quand il existe, il se présente dans tous les noyaux d'un même lobe, exactement au même degré de visibilité. Sa constance et la fixité de sa taille et de sa colorabilité contrastent avec la variabilité du nombre et de la chromaticité des nucléoles.

Mitose ? — Tous ces caractères me portent à accorder à ce corpuscule une valeur particulière, qui est probablement celle d'un centriole. Mais, pour confirmer cette interprétation, il faudrait pouvoir montrer son rôle dans la division nucléaire. Or, cette division chez *Paradinium Poucheti*, m'est inconnue, malgré le grand nombre de plasmodes examinés et malgré le grand nombre de noyaux que contient chacun d'eux. Je dirai de suite que j'ai, par contre, observé plusieurs figures de cette division chez *Atelodinium parasiticum*, dont la structure nucléaire est exactement

celle du *Paradinium Poucheti*. C'est une mésomitose (CHATTON, 1910 *d*) à chromosomes bien différenciés.

Si je n'avais pas fait cette observation, j'aurais été tenté de croire à une division directe, et même à une multiplication par bourgeonnement des noyaux chez les *Paradinium*. Dans les blastodes, en effet, les noyaux, souvent tassés les uns sur les autres offrent fréquemment un contour sinueux, avec étranglement séparant deux ou plusieurs lobes égaux ou inégaux, contenant chacun un nucléole. On aurait pu supposer l'existence d'une division directe très rapide, que rendait probable l'entassement des noyaux. Mais, c'est précisément dans ces blastodes que chez *Atelodinium parasiticum*, se trouvent les noyaux en mitose.

IMAGES D'INVOLUTION. — Il va sans dire que le plasmode quiescent n'offre jamais de semblables figures. Par contre, on y observe des images qui me semblent devoir être interprétées comme des signes d'involution.

Celles-ci se présentent dans les plasmodes âgés à noyaux achromatiques ayant résorbé non seulement leurs nucléoles, mais aussi leur corpuscule central. De ces noyaux, la membrane, au lieu d'être continue, se trouve dissociée en une infinité de petits grains juxtaposés. Chacun de ces grains, ou l'intervalle qui les sépare, la chose est difficile à préciser, est le point de départ d'une fine strie cytoplasmique radiaire. L'ensemble de ces stries forme au noyau une auréole qui n'est, certes pas, un artefact, puisque de telles images sont, nous le savons, bien visibles *in vivo*. Ces aspects coïncident souvent avec l'existence dans le cytoplasme, à la périphérie de l'auréole striée, d'amas ou de traînées de granules basophiles. Il y a probablement un stade, où le plasmode qui n'a pu effectuer sa sporogenèse, qui n'a pu poursuivre son évolution normale, entre en involution. Celle-ci se manifesterait par l'émission de chromatine nucléaire plus ou moins dégradée, dans le cytoplasme, sous forme de chromidies.

Des images identiques à celles que je viens de décrire ont été observées par PROWAZEK (1904) dans le plasmode de *Plasmodiophora brassicae*.

La diffusion de la substance nucléaire dans le cytoplasme, et la dissociation de la membrane nucléaire peuvent être poussées à un point tel que le plasmode devient une masse uniformément et finement granuleuse dans laquelle on ne distingue plus qu'à peine, ou même plus du tout l'emplacement des noyaux.

ALTÉRATION DE FIXATION. — Le plasmode de *Paradinium Poucheti* est un peu moins fragile que celui des *Syndinium*. Le Flemming fort et le liquide de Bouin le fixent bien, mais il est souvent aussi altéré par le

contact des liquides à base d'alcool. Là aussi, le cytoplasme est grossièrement coagulé et la chromatine chassée et tassée en calotte contre la membrane nucléaire.

III. Sporulation.

La sporulation se fait a l'extérieur de l'hote et par fragments. — Comme chez les *Syndinium*, la sporulation consiste essentiellement dans la résolution du plasmode en autant de spores flagellées qu'il contient de noyaux à maturité. Mais c'est en vain, qu'instruit par l'exemple des *Syndinium*, l'on chercherait à observer le phénomène dans les *Acartia* même. Jamais je n'ai trouvé de ces Copépodes, vivants ou morts contenant les flagellispores du *Paradinium*, ni même montrant les stades préparatoires à la sporulation. Le plasmode tel qu'il est représenté par la fig. 42, pl. IV, est le stade le plus avancé que j'ai pu rencontrer chez l'hôte. Mais, si l'on a la bonne fortune d'observer des *Acartia* dont le plasmode est mûr à point, on assiste à un curieux phénomène ; c'est l'expulsion de fragments du plasmode par l'extrémité postérieure de l'abdomen.

Expulsion des masses plasmodiales ou gonosphères. — On sait que Pouchet (1890) avait déjà observé la libération de ces masses plasmodiales. Je l'ai revue moi-même à Banyuls en 1907. Mais, malgré de nombreuses tentatives, et quoique les *Acartia* parasitées fussent communes, je n'ai pu renouveler l'observation ces dernières années. Bien que l'expulsion des masses plasmodiales soit un fait absolument certain et qui fait partie, comme on le verra, d'un mode normal de reproduction, j'aurais désiré l'observer à nouveau, pour tenter de préciser un point qui, dans les observations de Pouchet, comme dans les miennes de 1907, me laisse quelque peu sceptique. Nous voyons tous deux les masses plasmodiales expulsées par l'anus. Mais nous ne pouvons donner aucun détail sur le mécanisme par lequel le plasmode, qui entoure et comprime le tube digestif de toutes parts, peut fuser dans sa lumière. Aucun renseignement sur le lieu où s'effectue cette paradoxale effraction ! On imagine aisément le plasmode s'insinuant dans la cavité de l'abdomen et faisant irruption au dehors par une rupture du tégument au niveau d'une articulation ou par la marge déchirée de l'anus. Mais je ne pense pas que ni Pouchet ni moi, ayons pu confondre la cavité de l'abdomen avec la lumière de l'intestin abdominal ! Le fait est à réétudier et je m'y appliquerai, dès que j'en aurai l'occasion.

Les masses plasmodiales ainsi expulsées sont généralement sphériques, quelquefois ellipsoïdales ou même en boudins plus ou moins longs, plus ou moins incurvés. Leur diamètre varie de 30 à 70 μ. Leur longueur peut atteindre 90 μ. Ces variations qui, on le voit, affectent surtout la longueur des fragments de plasmodes, tiennent uniquement à la plus ou moins grande pression de la masse qui a déterminé l'expulsion. Les faibles variations du diamètre sont fonction seulement du diamètre de l'orifice par lequel s'est faite l'évacuation. Elles contiennent un nombre très variable de noyaux, nombre qui est en rapport avec le volume des fragments. Nous donnerons à ces masses le nom de *gonosphères*.

Formation du kyste gélifié de la gonosphère. — Quelques minutes après l'expulsion, la gonosphère s'est sécrétée, sans que je puisse dire comment, une enveloppe gélifiée qui peut atteindre l'épaisseur de 10 μ (fig. 164-165). Cette enveloppe est si translucide, sa réfringence est si voisine de celle de l'eau de mer, que l'on ne se rend compte de son existence que parce qu'elle retient très facilement à sa surface les particules diverses, minérales ou organisées qui viennent à son contact. Je n'ai pas essayé sur la substance qui la constitue de réactions microchimiques. Au contact même du plasmode, il existe une pellicule résistante, assez épaisse pour paraître à double contour. Il est fréquent de pêcher ces kystes lorsque les *Acartia* parasités sont en nombre dans le plankton.

Structure de la gonosphère. — La structure de la gonosphère ne diffère guère de celle du plasmode. Il est à noter que les noyaux y montrent toujours au moins un corpuscule central. Les plasmodes où ce corpuscule fait défaut dans le noyau paraissent donc avoir dépassé le stade où ils sont susceptibles de sporuler. A côté de ces noyaux normaux, il existe dans les gonosphères d'assez nombreux noyaux en dégénérescence pycnotique. S'agit-il là d'un phénomène de réduction ? Je ne le pense pas, parce que le nombre de ces noyaux, par rapport à celui des noyaux normaux, m'a paru très inconstant. Je n'ai jamais vu les noyaux des gonosphères en division.

Fragmentation sous le kyste. Stade filoplasmodial présporal. — La sporulation ne met pas à s'accomplir depuis l'émission des masses plasmodiales jusqu'à la libération des flagellispores, plus de deux à trois heures.

L'examen à l'état vivant ne montre pas qu'il y ait de multiplication nucléaire dans les kystes gélifiés. Au bout d'une heure environ, l'aspect du plasmode, dont la structure était restée telle qu'on la voyait dans les

Acartia, se modifie notablement. Les silhouettes nucléaires deviennent moins visibles. La surface du plasmode est parcourue par des sillons sinueux, qui vont s'approfondissant et découpent la masse entière jusqu'au centre en lots cytoplasmiques à contour très irrégulier. Ceux-ci, d'abord immobiles, montrent, vers la deuxième heure, un mouvement amiboïde lent, mais cependant facile à constater.

Si à ce stade l'on écrase le kyste entre lame et lamelle, on en voit le contenu s'étaler, bien vivant, sur la lame, sous forme d'une quantité de petits corps, à la fois amœboïdes et flagellés, associés en chaîne par leurs pseudopodes, et formant ainsi un filoplasmode des plus étranges.

L'aspect général en est représenté par la figure 166, le détail d'une portion de la chaîne par la figure 167. Chacun des individus a l'aspect d'une petite amibe à cytoplasme légèrement granuleux. La silhouette du noyau est redevenue fortement accusée par l'apparition d'une couche de granules réfringents qui en revêt la surface. Son contenu est clair, sans différenciation caryosomienne apparente.

Les pseudopodes ne ressemblent pas à ceux du filoplasmode initial. Ils ne sont ni filiformes, ni ramifiés, ce sont de courtes digitations arrondies et quelquefois même capitées et un peu renflées à leur extrémité. Ils ne sont pas formés par un ectoplasme différencié, mais par la masse même du cytoplasme. Les pseudopodes connectifs ne paraissent pas différents de ces pseudopodes libres. Quand les individus sont éloignés les uns des autres, ils s'étirent en un filament plus ou moins long, qui peut présenter sur sa longueur un ou plusieurs renflements. Mais, quand les amibes sont rapprochées, leurs pseudopodes connectifs se fondent dans le corps et les individus ne sont plus séparés que par un isthme très court. La particularité la plus curieuse de ces individus amiboïdes, c'est l'apparition précoce des deux flagelles de la flagellispore. Ce sont de robustes fouets, qui à ce stade paraissent égaux et qui s'insèrent en un point commun situé sur la marge du noyau. Ils effectuent de longues et lentes ondulations.

Ainsi *Paradinium Poucheti* passe au cours de son évolution par deux stades filoplasmodiaux : l'un tout au début du développement chez l'hôte (*filoplasmode initial*), qui précède et prépare la constitution du plasmode massif, l'autre qui résulte au contraire de sa fragmentation, et qui prépare la formation des spores (*filoplasmode présporal*). L'existence de ces deux stades de filoplasmode en deux points aussi essentiels du cycle du parasite ne pourra être négligée dans la conception générale de son organisation et la recherche de ses affinités.

Je n'ai jamais constaté la transformation directe des éléments du plasmode présporal, extrait du kyste, en flagellispores. Mais celles-ci s'obtiennent très facilement dans le kyste indemne [1].

Formation et libération des flagellispores. — En surveillant un kyste au stade filoplasmodial, on voit les éléments lentement amiboïdes qu'il contient s'immobiliser complètement et régulariser peu à peu leur forme, en celle d'un ovoïde à pôles peu différenciés mesurant 12 μ de long sur 8 μ de diamètre, dont le noyau, toujours bien marqué par son enveloppe granuleuse, occupe entièrement le gros bout. Bientôt, on voit ces corps effectuer à nouveau un grouillement d'abord lent, puis plus rapide à l'intérieur du kyste. On distingue même, à travers sa paroi les flagelles des individus.

Pendant que s'est effectué tout ce travail interne, la paroi kystique s'est elle-même modifiée. L'enveloppe gélifiée a complètement disparu, entre le stade à filoplasmode et le stade à flagellispores. Est-ce l'action prolongée de l'eau de mer ou, plutôt, l'effet d'une substance dissolvante sécrétée par le parasite à travers la pellicule interne ? Je ne puis le dire. Toujours est-il que cette dernière seule persiste, pour finalement se rompre, sans déhiscence spéciale et mettre en liberté les flagellispores, qui se dispersent aussitôt dans le liquide.

Je n'ai pas pu jusqu'ici étudier ces derniers stades sur matériel coloré.

IV. Les flagellispores (bodonispores).

Morphologie. — Ces flagellispores sont très labiles. Il convient de les examiner aussitôt sorties du kyste, car elles sont sensibles aux plus petites variations dans la concentration de l'eau de mer. Grâce à leur nombre, on arrive, malgré leur agilité, à en prendre de bons croquis.

Les figures 169 montrent bien l'aspect de spores indemnes de toute altération. Elles ont la forme fondamentale d'un ovoïde, un peu comprimé suivant un de ses diamètres transversaux. La longueur est de 12 à 14 μ ; le diamètre varie dans une même spore de 8 à 10 μ. Le pôle antérieur est arrondi, mais il porte une sorte de bec peu saillant. Le pôle postérieur est plus ou moins aigu.

Le cytoplasme est finement granuleux. Le noyau occupe le pôle anté-

1. Ces kystes gélifiés sont à rapprocher de ceux que forment les flagellés bodonidés du genre *Heteromita* au stade végétatif, sphérique, plasmodial, immobile, connu sous le nom de *Blastocystis*, stade considéré par erreur comme un Blastomycète. Dans les deux cas, le plasmode enkysté se résout en flagellispores bodoniformes qui sont très vraisemblablement des gamètes. (Chatton, Les *Blastocystis*, stades du cycle évolutif de flagellés intestinaux. *C. r. soc. biol.* [mémoires] LXXX, p. 555-560, 1 pl., 1917).

rieur tout entier, de telle sorte qu'il est tangent à la paroi cellulaire. Il ne laisse libre en avant que la cavité du bec. C'est à la base de celui-ci et par conséquent, au contact même du noyau, tout comme chez les amibes du filaplosmode présporal, que s'insèrent, en un même point, les deux robustes flagelles. Mais, ici, ces flagelles sont très inégaux. L'un d'eux est sensiblement égal à la longueur du corps, tandis que l'autre la contient environ deux fois et demi. Le premier ondule largement autour du pôle antérieur, tandis que le second est dirigé en arrière dans la progression. Le résultat des actions flagellaires est un mouvement saccadé, non hélicoïdal, très comparable à celui des *Bodonidés*.

De tout ceci, rien ne rappelle la structure caractéristique des Dinoflagellés. Il faut pour en trouver des indices examiner le pôle antérieur du corps, le bec et l'insertion flagellaire.

Mais il convient préalablement de s'entendre sur l'orientation à donner au flagellé. Lorsque celui-ci qui, je le rappelle, est légèrement aplati, est vu de profil, l'extrémité du bec se montre déviée de l'axe du corps. Nous appellerons ventrale la grande surface située du côté de l'extrémité du bec, dorsale, celle qui lui est opposée.

Lorsqu'on regarde le flagellé par la face ventrale, le bec est dirigé vers la droite de l'observateur. Il indique donc la face gauche du flagellé. En d'autres termes, l'axe du bec, s'il était rectiligne, se projetterait sur la section transversale elliptique du corps, en bissectrice du secteur ventral droit formé par les deux diamètres de l'ellipse. On peut donc lui reconnaître grossièrement un côté ventral droit et un côté dorsal gauche. Ces deux côtés sont inégalement développés. Le côté dorsal gauche se prolonge sur la face correspondante du corps en une crête qui vers le premier quart antérieur du flagellé se confond insensiblement avec la surface générale. Le côté ventral-droit, au contraire, est excavé et se dresse perpendiculairement à la surface sphérique du pôle antérieur. En somme, entre la saillie du bec et la surface du corps, se trouve l'ébauche d'un sillon hélicoïdal, long d'un demi-tour à peine, qui a son origine sur la face ventrale et qui descend en tournant de droite à gauche, c'est-à-dire exactement dans le même sens que le sillon hélicoïdal des dinospores des *Syndinium*, des *Blastodinium*, etc., de toutes les formes dextres de Dinoflagellés.

Indices d'une structure péridinienne. — Ainsi, les flagellispores bodoniformes de *Paradinium Poucheti* montrent l'ébauche d'une structure péridinienne. Mais celle-ci est si peu accentuée qu'il faut, pour la

reconnaître, une analyse minutieuse. D'aucuns pourraient même penser qu'il serait artificiel de vouloir en tirer, contre d'importants caractères qui s'y opposent, la preuve d'une parenté des *Paradinium* aux Dinoflagellés. Ce n'est pas le parasite des *Acartia* qui nous fournira la réponse à cette objection. Nous la trouverons dans l'étude des *Atelodinium* et des « spores à rostre ».

DESTINÉE DES FLAGELLISPORES. — Le sort des flagellispores après leur libération m'est inconnu. Elles représentent probablement des isogamètes qui, dans les conditions normales, se fusionnent, fournissant un ookinète qui est lui-même l'agent d'infection.

Mais il ne me paraît pas certain que ce soit sous la forme flagellée même que s'effectue la fécondation. J'ai vu une fois sur une lamelle déposée sur l'eau d'un bocal où se trouvaient beaucoup de kystes de *Paradinium* et beaucoup de flagellispores libres, ramper, de petites amibes, de la taille des éléments du filoplasmode, à pseudopodes filamenteux et ramifiés, et dont le gros noyau, bien visible en clair, était enveloppé d'une mince couche granuleuse. Je ne serais pas étonné que ces amibes ne soient autre chose que des flagellispores de *Paradinium* revenues à l'état amiboïde après leur libération. Mais je dois dire que je n'ai pu répéter et préciser l'observation.

Genre **ATELODINIUM** *nov. gn.*

Fig. 171-178, pl. XVI; 187-190, pl. XVII.

Espèce type du genre : *Atelodinium microsporum nov. sp.*

Sommaire

Je crée ce genre pour deux formes parasites de *Paracalanus parvus* dont le plasmode présente les mêmes caractères que celui de *Paradinium Poucheti*, mais qui en diffèrent par leurs spores dont la morphologie péridinienne est beaucoup plus accusée que celle des bodonispores de l'espèce que nous venons d'étudier. Mais je dirai de suite que l'étude de ces formes est encore un peu précaire. La présence simultanée chez les *Paracalanus*, de trois parasites cœlomiques : un *Syndinium* à spores poly-

morphes, et les deux formes qui vont nous occuper compliquait leur étude et rendait surtout délicate l'attribution à telle ou telle forme plasmodiale, de telle ou telle forme sporale. J'ai déjà exprimé les doutes que j'avais au sujet de l'attribution des « spores à rostre ». Je serai amené à la fin de ce chapitre à discuter de cette question et à éclairer le lecteur sur la valeur de la solution qui lui est provisoirement donnée.

Atelodinium microsporum, *nov. sp.*

Fig. 177 et 178, pl. XVI; 187-188, pl. XVII.

Type de l'espèce parasite de la cavité générale de *Paracalanus parvus* (L. à Banyuls-sur-Mer. Automne (fig. 178, pl. XVI; 187-188, pl. XVII.)

Hote et fréquence. — Ce parasite est beaucoup moins fréquent chez *Paracalanus parvus*, que *Syndinium turbo* et aussi que l'autre forme d'*Atelodinium*. Il ne m'est connu qu'aux stades avancés de son développement. Je l'ai choisi comme type du genre car c'est la seule forme dont les spores me soient connues.

Aspect et répartition du plasmode. — Le plasmode offre le même aspect fondamental que celui de *Paradinium Poucheti*. Mais les noyaux y sont moitié plus petits et, par conséquent, beaucoup plus nombreux. Ils mesurent de 3 à 4 μ et montrent le plus souvent des caryosomes. Le plasmode est plus diffus que chez les *Acartia*. Il ne se présente pas sous forme de masses, mais sous forme de réseau ou de lames. Il y a une lame pariétale sous-jacente à l'hypoderme et deux lames correspondant aux masses génitales de *P. Poucheti*. Ces lames sont anastomosées par des travées passant entre les faisceaux musculaires. Il y a aussi une masse périnervienne. *In vivo*, c'est naturellement la lame pariétale qui est le plus visible, et sa présence fait croire que le corps entier est rempli de plasmode. En réalité, ici aussi la masse parasitaire est beaucoup moins encombrante que celle des *Syndinium*. A cause de la petitesse des noyaux, bien visibles, on ne peut guère confondre ce parasite avec un *Syndinium*. Il n'en sera pas de même d'*Atelodinium parasiticum* à propos duquel j'insisterai sur les caractères qui distinguent *in vivo* les *Syndinium* des Paradinides.

Par contre il est chez *Paracalanus parvus* un tissu qui existe d'ailleurs aussi chez les *Clausocalanus* et chez d'autres genres, avec lequel le plas-

mode d'*Atelodinium microsporum* pourrait être très facilement confondu :

C'est le tissu plasmodial, lui aussi, qui, chez le mâle à l'avant-dernier stade, se développe, principalement dans la tête, autour des fibres musculaires. Ce tissu, qui n'est autre chose que le résultat d'une prolifération intense du sarcoplasme, comprend une grande quantité de petits noyaux sphériques nucléolés, de la taille de ceux d'*Atelodinium microsporum* ou un peu plus petits, épars dans une masse cytoplasmique alvéolaire. Ce tissu affleure sous la cuticule du Copépode, entre les fibres musculaires, exactement comme fait un plasmode d'*Atelodinium*. Mais ce tissu néoformé, dans lequel se différencieront les éléments musculaires supplémentaires du mâle mûr, coexiste toujours avec un testicule bien développé. La présence d'un plasmode d'*Atelodinium* amène toujours, au contraire, comme c'est le cas pour tous les parasites cœlomiques, la castration parasitaire et la régression presque complète de la glande génitale. L'examen de celle-ci sera donc un moyen sûr de différenciation.

Structure du plasmode. — La structure est fondamentalement la même que chez *Paradinium Poucheti* ; mais on peut dire d'une manière générale du plasmode des *Atelodinium*, qu'il conserve beaucoup plus longtemps que celui de *Paradinium Poucheti* sa structure initiale et que, par conséquent, la différenciation du plasmode quiescent et des blastodes y est beaucoup moins accusée. Les lobes du plasmode évoluent à peu près simultanément, et lorsque le plasmode devient quiescent ou même lorsqu'il entre en involution, cela se produit d'une manière à peu près uniforme dans toute son étendue.

Le plasmode jeune est formé de lobes juxtaposés. Le cytoplasme est très basophile, les noyaux bien délimités, mais sans membrane propre, la chromatine uniformément granuleuse et moins colorable que le cytoplasme. Il y a le plus souvent deux nucléoles très basophiles. En s'accroissant, les noyaux augmentent légèrement de taille, jusqu'à mesurer 5 μ. J'ai rarement observé des plasmodes d'*A. microsporum* en involution.

Sporulation interne. — Chez *Paradinium Poucheti*, les masses plasmodiales évacuées spontanément ou non se sécrètent en très peu de temps si le plasmode expulsé est mûr, leur kyste gélifié. Chez les *Atelodinium*, quelque soit le degré de maturité du plasmode, jamais le phénomène ne se produit, non plus que l'évolution qui lui succède. Le plasmode,

dont tous les lobes s'accroissent et mûrissent à peu près simultanément, sporule tout d'une masse à l'intérieur de l'hôte comme celui d'un *Syndinium.* Et la résolution du plasmode en spores s'effectue comme chez ces derniers. Le plasmode se dissocie d'abord en sphères d'inégal calibre et contenant un nombre très variable de noyaux, sphères qui équivalent aux masses primaires dans la sporulation des *Syndinium* et aux gonosphères dans celle de *Paradinium Poucheti.*

Des sillons apparaissent à la surface de ces sphères qui se découpent en spores. Celles-ci se séparent d'emblée et peuvent constituer pendant un certain temps des aggrégats de deux, trois ou quatre éléments, déjà mobiles. Ceux qui comprennent deux spores peuvent donner l'illusion de bipartitions longitudinales ou de copulations. Ces couples se meuvent en tournoyant autour de leur axe de tangence.

Morphologie péridinienne des spores. — Les spores diffèrent beaucoup de celles de *Paradinium Poucheti.* Sans être gymnodiniformes comme celles des *Syndinium,* elles offrent des caractères péridiniens manifestes. Elles sont nettement ovoïdes, sans aplatissement, de très petite taille : 6 μ de long sur 5 μ de plus grand diamètre. D'un point situé très peu au-dessous du pôle antérieur part un sillon hélicoïdal étroit, bien délimité qui, sans altérer l'ovoïde, fait d'avant en arrière et dans le sens inverse de celui des heures, un peu moins d'un tour de spire. Il est parcouru par un flagelle ondulant qui se termine par une extrémité libre à peu près égale au tiers de sa longueur. Il n'y a pas de sillon longitudinal. Je n'ai pas vu non plus le flagelle axial. Mais il n'est pas douteux pour moi qu'il existe, probablement très difficile à voir à cause de la petite taille des éléments. Le noyau est bien évident, sous l'aspect d'une vacuole claire, située au centre du corps. Ainsi, tant par son mode de croissance que par sa sporulation et surtout par la forme de ses spores, *Atelodinium microsporum* se place entre *Paradinium Poucheti* et les vrais Péridiniens.

Atelodinium parasiticum n. sp.

Fig. 171-176, pl. XVI; 189-190, pl. XVII.

Type de l'espèce parasite de *Paracalanus parvus* Cl. à Banyuls-sur-Mer. Automne (fig. 170-175, pl. XVI; 189-190, pl. XVII.)

Hote et fréquence. — Ce parasite, beaucoup plus commun que le précédent, paraît, au premier abord, beaucoup plus rare chez son hôte

que *Syndinium turbo*. Mais cette rareté n'est qu'apparente. L'étude des coupes faites dans une masse de Copépodes provenant d'une même pêche, fixés et inclus ensemble (v. page 207) montre que le parasite existe chez beaucoup d'individus où on ne le soupçonne pas à l'examen *in vivo*, ce qui tient encore ici à l'architecture du plasmode jeune qui n'est point massif, mais lamelleux ou réticulé. De plus, à moins d'un examen attentif, ce plasmode peut être facilement confondu avec le plasmode en voie d'extension des *Syndinium*; aussi est-il utile de bien préciser les caractères distinctifs des deux parasites à l'état vivant.

Aspect et répartition du plasmode. — La figure 171 montre un jeune *Paracalanus* à trois segments, infecté par *A. parasiticum*. C'est là un des stades les moins avancés que j'aie pu observer, mais il s'en faut cependant qu'il soit initial. Mais à ce stade déjà nous lui trouvons d'importantes différences avec les *Syndinium*. C'est d'abord l'aspect bourgeonnant et ramifié ; la fragmentation du plasmode en masses d'inégale importance. C'est ensuite l'aspect des noyaux. Ainsi, dans la masse subsphérique que représente la figure 174 et que l'on confondrait aisément, à cause de sa forme, d'ailleurs un peu exceptionnelle, et de sa situation au contact de l'intestin, avec un jeune plasmode encapsulé de *Syndinium*, on distingue parfaitement les noyaux et leurs caryosomes, ce qui n'est jamais le cas pour les *Syndinium*. Aux stades plus avancés, le plasmode, dont les lobes se sont multipliés par plasmotomie et sont devenus concrescents, encombre la plus grande partie de la cavité générale, sans toutefois l'emplir complètement. La répartition est la même que celle d'*A. microsporum*. Ce plasmode diffère encore de celui des *Syndinium* par sa labilité beaucoup moins grande. Jamais on ne le voit subir, par suite d'une compression prolongée, ou au contact de l'eau de mer, des altérations semblables à celles que nous avons décrites chez les *Syndinium*.

Structure du plasmode. Mitose. — La structure est la même que chez *A. microsporum*, mais on observe ici, dans les plasmodes avancés, une différenciation un peu plus marquée des blastodes. Elle l'est beaucoup moins cependant que chez *Paradinium Poucheti*. Ils sont caractérisés simplement par le tassement des noyaux. Les noyaux n'ont pas de membrane propre, mais ils sont cependant fort bien délimités. Ils montrent toujours la même chromatine pâle et uniformément granuleuse, et un, deux ou trois nucléoles. J'ai bien vu chez cette forme leur mode de division. La chromatine qui provient des nucléoles dissous s'agence en spirème très basophile. Ce spirème se coupe en chromosomes bien

individualisés, et non décomposables en microsomes. Ces chromosomes se mettent au fuseau, en plaque équatoriale. Aux pôles du fuseau se voient nettement deux centrioles. La plaque équatoriale se scinde en deux plaques filles dont les chromosomes émigrent aux pôles. Je n'ai pas vu l'anaphase. Prophase et mésophase se passent à l'intérieur de la vésicule nucléaire, sans participation du cytoplasme. Nous avons donc ici ce que j'ai appelé une *mésomitose* (1910).

Plasmode en involution. — On ne peut guère plus pour *A. parasiticum*, que pour *A. microsporum* parler de blastodes et de plasmode quiescent. Les premiers sont à peine indiqués par un tassement des noyaux. Mais la maturation du plasmode est ici à peu près simultanée dans toute son étendue. De même l'involution s'y effectue-t-elle d'une manière uniforme. Elle se manifeste comme chez *Paradinium Poucheti* par la dissolution des nucléoles, l'abaissement de la chromaticité nucléaire et l'apparition d'une auréole striée autour des noyaux. Mais, en plus, le noyau, qui chez *Paradinium Poucheti* augmentait légèrement de volume, subit ici une hypertrophie considérable. Il s'accroît jusqu'à mesurer 20 μ. Le plasmode prend alors l'aspect d'un reticulum, dont les noyaux, méconnaissables *in vivo*, paraissent être les mailles. Des limites apparaissent dans la région mitoyenne des travées découpant le plasmode qui revêt l'aspect d'un collenchyme végétal. Sur les coupes, on voit que le contenu nucléaire forme un grossier coagulum. J'avais été tenté de considérer les premiers de ces plasmodes que j'avais rencontrés comme représentant un parasite autonome. L'apparition de limites cellullaires entre les vaculeos pouvait être regardée comme le début d'une sporulation. La connaissance des stades qui relient ceux-là à ceux de la végétation normale du plasmode, les caractères des noyaux, l'existence de phénomènes très semblables chez *P. Poucheti*, où ils n'aboutissent jamais, non plus qu'ici, à un processus évolutif, me les font considérer comme représentant vraiement une dégénérescence du plasmode, dégénérescence dont la cause reste d'ailleurs à déterminer.

Je n'ai jamais saisi sur le vif la sporulation d'*A. parasiticum*, et sur les coupes je n'ai jamais vu avec certitude les stades de résolution du plasmode. J'ai été tenté d'attribuer à ce parasite les « spores à rostre » dont j'ai déjà parlé au chapitre des *Syndinium*. Mais certains caractères de ces spores peuvent les faire considérer aussi bien comme des germes syndiniens que comme des germes paradiniens. Je les étudierai avec les Paradinides d'identité incertaine.

Formes d'identité incertaine

Sommaire

I. Les spores a rostre.

Fig. 179-180, pl. XVI ; 191-193, pl. XVII.

Morphologie. — Ces spores se rencontrent dans les mêmes conditions que celles des *Syndinium*, dans les carapaces de Copépodes. Elles ont aussi la taille des macrospores : 15 μ, mais non leur forme turbinée. La La forme générale rappelle au contraire celle de la spore d'*A. microsporum*. C'est un ovoïde non aplati, dont le petit bout, qui est antérieur dans la locomotion, est relevé en un rostre assez aigu. La région postérieure est au contraire arrondie et ventrue. A la base du rostre, qui n'est pas sans rappeler le bec de *Paradinium Poucheti*, se trouve, comme chez cette dernière forme, une dépression, qui, très limitée chez le parasite des *Acartia*, se continue ici en un sillon hélicoïdal aussi bien défini que celui des *Syndinium*, mais pas plus long que celui d'*Atelodinium microsporum*. Il ne fait comme lui qu'un demi-tour de spire environ, d'avant en arrière, toujours dans le sens inverse de celui des heures. Il n'atteint pas le pôle postérieur du corps, dont il ne déforme d'ailleurs pas le galbe. Ce sillon est large. Ses deux lèvres sont bien marquées sans être saillantes, sauf à l'origine antérieure du sillon, où la lèvre postérieure s'élève en une forte crête qui se trouvant brusquement coupée, se termine en une sorte de bec aigu dirigé en avant. Le ressaut qui forme l'une des marges de ce bec se continue d'avant en arrière, en tournant un peu obliquement dans le sens des heures, et détermine un sillon à une seule lèvre qui est l'homologue du sillon longitudinal des *Syndinium*, bien qu'il n'aborde point en arrière le sillon hélicoïdal. Il est parcouru par un flagelle récurrent qui s'insère sous la saillie du bec, au point de jonction du sillon hélicoïdal avec le sillon longitudinal et qui se prolonge par une partie libre égale à environ la moitié de sa longueur totale. Mes dessins ne montrent pas de flagelle ondulant dans le sillon hélicoïdal. Mais, étant donné qu'il est souvent fort difficile à voir et que les spores s'altèrent très facilement, je ne doute pas de son existence.

On voit que par leur morphologie externe ces spores rappellent tout

à fait celles d'*Atelodinium microsporum* dont elles ne diffèrent que par l'existence du rostre et du sillon longitudinal. Mais, par l'aspect de leur corps cytoplasmique, ce sont plutôt des spores syndiniennes : comme chez ces dernières, le noyau est invisible *in vivo* et le cytoplasme contient des trichites disposés comme ceux des macrospores.

STRUCTURE. LE BLEPHAROPLASTE. — Mais la structure nucléaire nous ramène plutôt au type paradinien. Le noyau qui est central, comme chez les spores d'*Atelodinium parasiticum*, est ovoïde, vésiculeux, à paroi nette, mais sans membrane propre. Il contient une chromatine très pâle disposée en trabécules allant d'un gros caryosome subcentral à la paroi nucléaire. Les trichites sont conservés dans le cytoplasme. Du côté dorsal, sous-jacent à la cuticule, se trouve une longue baguette effilée à ses deux extrémités, dont l'une se trouve à la pointe du rostre, et dont l'autre se termine au niveau du noyau. Cette baguette paraît à première vue représenter une côte squelettique, analogue par exemple à la côte de renforcement de la membrane ondulante chez les *Trichomonas*. Mais elle me paraît, d'après son mode de formation, avoir plutôt la valeur d'un *kinetonucleus*. Dans le frottis même où se trouvaient les spores, il y avait aussi des aggrégats de deux ou plusieurs futures spores non encore séparées. Les noyaux de ces éléments se trouvaient à un stade rappelant assez le *synapsis* ou plutôt le stade en bouquet de la spermatogenèse Ils étaient piriformes et les chromosomes bien individualisés, convergaient vers le pôle aigu où se voyait très net un grain chromatique que l'on ne peut considérer que comme un centrosome. Dans certains éléments, ce centrosome était sphérique. Dans d'autres, au contraire, on le voyait commençant à s'allonger en un bâtonnet. Bien que je n'aie pas vu de stades intermédiaires entre celui où le bâtonnet est très court et encore en relation avec le noyau, et celui où le bâtonnet s'est allongé en baguette et séparé du noyau, je n'hésite guère à croire que la baguette n'est autre que le bâtonnet centrosomien allongé. Je rappelle que chez les *Syndinium* nous avons eu des stades de dissociation du plasmode montrant des noyaux en candélabre, où nous n'avons pas constaté, non plus d'ailleurs que dans les spores mûres, de formation kinétique.

Les spores à rostre nous apparaissent avec un ensemble de caractères dont les uns : noyau invisible *in vivo*, trichites cytoplasmiques, sont des *Syndinium*, dont les autres : morphologie externe de la spore, structure du noyau, sont des *Paradinides*, et dont d'autres enfin : existence d'un kinetonucleus, apparaissent comme hérités de quelque *Bodonidé*.

Attribution générique et spécifique. — Ce sont ces spores que j'ai appelées à tort en **1910** *a* « spores à forme *Oxyrrhis* ».

A comparer *Oxyrrhis marina* tel que Senn (**1911**) l'a récemment décrite aux spores que nous venons d'étudier, on voit que si l'organisation fondamentale de ces flagellés reste la même, ils sont néanmoins d'un type presque opposé. Chez *Oxyrrhis* en effet, le pôle arrondi est antérieur, les sillons et les insertions flagellaires postérieures. Et ceci n'est point simplement l'effet d'une inversion du sens de la locomotion. Car si l'on retournait un *Oxyrrhis* pour tenter de le superposer à la spore à rostre, on verrait le sillon helicoïdal s'élever au lieu de s'abaisser et tourner, dans le sens des heures, à l'inverse du sens du sillon helicoïdal de la spore à rostre.

Des caractères de cette spore, il n'est pas possible, on le voit, de tirer de conclusion certaine relativement à son attribution spécifique et même générique. De nouvelles recherches sont nécessaires pour la fixer. J'avoue que, sans l'existence des trichites, j'aurais moins hésité à l'attribuer à *Atelodinium parasiticum*. Mais jamais ni le plasmode ni la spore d'un Paradinide ne m'a montré de semblables inclusions, non plus d'ailleurs que les concrétions qui leur donnent naissance. C'est à cause de la grande ressemblance de la spore à rostre avec celle d'*Atelodinium parasiticum*, et à cause de la structure de son noyau définitif que j'ai cru devoir la décrire ici plutôt qu'au chapitre des *Syndinium*.

Il nous reste, pour terminer l'étude des Paradinides, à signaler deux formes appartenant incontestablement à ce groupe, mais dont l'attribution spécifique et générique reste douteuse, leurs spores étant inconnues.

II. Paradinide indéterminé

parasite d'*Oithona plumifera*. Baird, à Banyuls-sur-Mer.

Fig. 181, pl. XVI.

« Parasit 21 », Apstein (1911, p. 221, fig. xx).

Chez trois individus d'*Oithona plumifera*, j'ai observé, remplissant la cavité générale, un plasmode de *Paradinium*, semblable, en tous points, à celui d'*Acartia Clausi*.

Une des *Oithona plumifera* portait à l'extrémité de l'abdomen un vaste sac contenant une très grande quantité de corps amœboïdes, qui étaient, très vraisemblablement, les futures spores du parasite. Il n'y avait point de kyste gélifié, mais une pellicule d'enveloppe très nette. J'ai perdu

l'exemplaire, qui était entre lame et lamelle, avec beaucoup d'autres copépodes, en voulant l'en séparer.

C'est certainement un parasite du même genre, peut-être la même forme, qu'Apstein a signalé, appendu à l'extrémité de l'abdomen, chez une *Oithona* du Kattegat (août **1909**) : « Diesen Parasiten fand ich bei *Oithona*, nicht bei *Calanus*, ich möchte ihn aber hier mit erwähnen. Am Abdomen dicht vor der Furca fand sich eine etwa eiförmige Blase. Beimöffnen derselben entquollen ihr zahlreiche ovale, 12 μ lange Körper (fig. 20 *b*), die an einem Ende einen deutlichen Kern erkennen liessen, sonst aber keinerlei Struktur zeigten. Im ersten Augenblick glaubte ich Sporen von Myxosporidien vor mir zu sehen. »

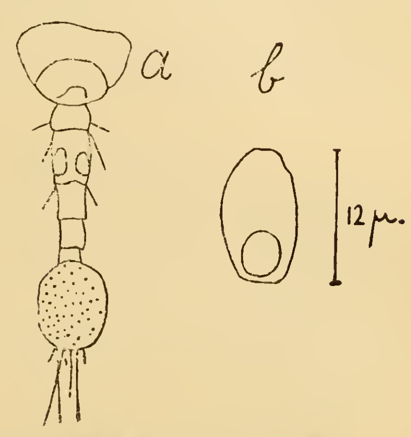


Fig. cxl *ter. im* Apstein (1911). « *Parasit* 21 »; *a*, sur la furca d'une *Oithona* (sp.) × 50 ; *b*, spore (immobile au moment de l'observation), issue du sac *a*. La confrontation de cette figure avec notre figure 180 montrera qu'il s'agit d'un *Paradinium*.

A comparer la spore *b* avec les bodonispores de *Paradinium Poucheti*, telles qu'on les voit, non flagellées et immobiles, dans le kyste non mûr, on se fera de la nature du parasite une idée toute différente de celle que suggère Apstein, et plus vraie je crois.

III. Paradinide indéterminé

parasite de *Clausocalanus arcuicornis* Cl. à Banyuls-sur-Mer.

Fig. 182-183, pl. XVI.

Observation unique d'un jeune mâle à 4 segments abdominaux, de *Cl. arcuicornis* dont la cavité générale était remplie du plasmode d'un *Paradinium* qu'il ne m'a pas été possible de différencier des autres espèces. A l'extrémité de l'abdomen de ce mâle étaient appendues deux masses indivises et multinucléaires de ce plasmode. Elles n'étaient pas protégées par un kyste gélifié, mais par une mince pellicule d'apparence chitineuse. Par de très petits orifices de cette enveloppe, de courtes expansions protoplasmiques, non ramifiées, faisaient saillie, mobiles, s'incurvant ou se tordant en tous sens et prenant un aspect moniliforme. Elles témoignaient ainsi de l'activité amiboïde du plasmode.

Le *Clausocalanus* a été perdu au cours de la manipulation destinée à l'isoler.

IV. Paradinide indéterminé

parasite de *Centropages typicus*, à Banyuls-sur-Mer.

Se présentait à l'état de plasmode dans toute la cavité générale, comme *Paradinium Poucheti* chez *Acartia Clausi*.

Conditions d'existence et parasitisme des Paradinides

Les Paradinides exercent sur leurs hôtes, exactement la même action que les *Syndinium* dont l'effet le plus manifeste est la castration parasitaire précoce et totale.

Mais, dans le dénouement du conflit entre l'hôte et le parasite, il y a des différences, et, d'ailleurs, comme chez les *Syndinium* eux-mêmes, des variations.

La sporulation d'*Atelodinium microsporum* paraît coïncider comme celle de *Syndinium turbo*, avec la mort de l'hôte. On n'est pas surpris de constater que *Paradinium Poucheti*, qui ne sporule pas dans son hôte et dont le plasmode est éliminé au fur et à mesure qu'il s'accroît, ne détermine pas la mort du Copépode. Ce qui reste à préciser, c'est comment l'évacuation des gonosphères peut s'effectuer par le tube digestif sans danger pour l'hôte.

La croissance continue et la sporulation intermittente mais prolongée, de *Paradinium Poucheti* peut être assimilée, sinon au point de vue du mécanisme du moins au point de vue du résultat, à une palisporogenèse.

C'est, ici encore, l'existence de l'hôte ménagée et son exploitation théoriquement indéfinie par le parasite.

Mais, il semble que dans ce cas, la réalité soit beaucoup moins proche encore de la théorie que dans le cas des *Blastodinium*. La fréquence de masses plasmodiales volumineuses et involutives montre que la vitalité et l'activité génétique du parasite soit loin d'être indéfinies.

C'est encore une question à élucider que celle de la destinée du plasmode en involution et du Copépode qui le contient. Certains aspects, vus dans les coupes, donneraient à penser que le plasmode dégénéré peut être progressivement résorbé. L'existence d'*Acartia* adultes, à cavité générale complètement vide, sans glandes génitales, tendrait à confirmer cette opinion.

Il semble ainsi que la nécessité de sortir de l'hôte pour sporuler soit plutôt une entrave à l'expansion du parasite. En d'autres termes, *Paradinium Poucheti* paraît, tant au point de vue du mode d'édification du plasmode, qu'au point de vue de sa sporulation, encore incomplètement

adapté aux conditions d'existence, très étroites, que lui impose son parasitisme cœlomique.

Affinités des Paradinidæ

Nous discuterons les affinités des *Paradinidæ* dans l'essai de classification qui termine ce mémoire, p. 444.

LES BLASTULOIDÆ NERESHEIMER 1904

Sous le nom de *Blastuloidæ,* NERESHEIMER (1904) a créé un groupe de Mésozoaires qui comprenait le genre *Neresheimeria* UEBEL, plus connu sous le nom de *Lohmanella* NERESHEIMER (*nec* TROUESSART) et le genre *Amœbophrya* KEPPENE. J'accepte ici le groupe des *Blastuloidæ* par mesure d'ordre, en l'extrayant des Mésopaires et comme équivalant aux *Paradinidae* et aux *Ellobiopsidæ,* mais j'en restreins la compréhension au seul genre *Neresheimeria.*

Genre **NERESHEIMERIA** UEBEL 1912

Lohmannia NERESHEIMER (1903, p. 757), *nec Lohmannia* MICHAEL (191 (Acariens).
Lohmanella NERESHEIMER (1904, p. 137), *nec Lohmanella* TROUESSART (Acariens).
Neresheimeria UEBEL (1912, p. 461).

Espèce type du genre : *Neresheimeria catenata* (NERESHEIMER)

Sommaire

HABITUS GÉNÉRAL. — Les *Neresheimeria* sont des parasites des Fritillaires (Appendiculaires) chez lesquelles elles occupent la région génitale.

La *Fritillaria pellucida,* que représente la fig. CXLIII, montre, dans la région postérieure de son corps, une *Neresheimeria.* Ce singulier parasite enserre l'estomac dans une corbeille de pseudopodes qui s'insèrent sur une sorte de tête à laquelle font suite une série d'articles creux, multi-

nucléés, à structure plasmodiale, dont le dernier aborde la marge postérieure du corps, là où, normalement, se trouve l'orifice évacuateur des produits génitaux.

HISTORIQUE. — C'est LOHMANN (1896) qui, incidemment, signala le premier ces parasites dans ses *Appendicularien* de la *Plankton Expedition*, esquissant sommairement leur organisation. Il les tenait pour des Protozoaires et leur trouva des ressemblances avec les Acinétiens. Les observations de ce savant n'ont plus, aujourd'hui, qu'un intérêt œcologique et géographique. Nous les résumerons un peu plus loin.

NERESHEIMER, en 1903, retrouva, à Villefranche-sur-Mer, le parasite de LOHMANN chez *Fritillaria pellucida* BUSCH et chez *Fritillaria haplostoma* FOL. Grâce à ces matériaux et à ceux qu'il reçut de diverses autres stations, il put faire, de ces êtres étranges, une très claire description, qui nous fournira même, en partie, les éléments d'une interprétation de leur organisation, très différente de celle qu'il en a donnée lui-même.

L'étude de NERESHEIMER, faite surtout d'après du matériel conservé, laisse inconnues l'évolution du parasite à l'état libre et ses formes de reproduction et partant ses affinités réelles. Et, c'est bien plutôt éluder que résoudre ce dernier problème, que classer comme l'a fait NERESHEIMER, ce parasite parmi les Mésozoaires : « LOHMANN hielt den Parasiten offenbar für eine Suctorienart. In Wahrheit handelt es sich um ein typisches Mesozoon. » Il les range, avec *Amœbophrya sticholonchœ* KEPPÈNE, dans un groupe nouveau, les *Blastuloidea* qu'il oppose aux *Planuloidea* (Dicyémides et Orthonectides) et aux *Mesenchymia* (*Trichoplax* et *Treptoplax*. On sait, aujourd'hui, que ces derniers sont en réalité des planulas d'Hydroméduses (KRUMBACH 1907).

Nous avons vu que V. DOGIEL, qui a, lui aussi, son groupe de Mésozoaires, les *Catenata*, y associe, malgré les protestations de NERESHEIMER, les *Neresheimeria* avec les *Haplozoon*. Peut-être contribuerons-nous à faire l'accord entre ces deux auteurs. Les *Haplozoon* ont pris plus haut, la place à laquelle leur donne droit leur essence de Péridiniens stricts. Bien que la nature des *Neresheimeria* soit beaucoup plus énigmatique, nous croyons pouvoir traiter de ces organismes dans ce mémoire. Et, s'ils s'y retrouvent en compagnie des *Haplozoon*, — encore que très loin d'eux — c'est, on le verra, pour des raisons toutes différentes de celles qui ont amené DOGIEL à sa conception des *Catenata* et qui sont la critique même de cette conception.

J'ai pu étudier, à Banyuls, uniquement sur le vivant, *Neresheimeria catenata*. J'ai vérifié et confirmé, à quelques détails près, les descriptions

de NERESHEIMER. Je n'ai pu, malheureusement, à cause de la pénurie de matériel, pousser l'étude de la reproduction notablement plus loin que l'a fait cet auteur. Mais, grâce surtout à l'observation des Fritillaires vivantes, je suis arrivé à une interprétation de l'organisation de *Neresheimeria catenata* et de ses rapports avec l'hôte, très différente de celle qu'a produite NERESHEIMER[1].

NOMENCLATURE. — Cet auteur avait, tout d'abord (1903), donné à ces parasites des Fritillaires le nom de *Lohmannia*, qui était préoccupé. Il le changea, l'année suivante, en celui de *Lohmanella*, qui eut cours jusqu'à ce qu'en 1912, UEBEL fit remarquer que ce nom était, lui aussi, préoccupé et il lui substitua celui de *Neresheimeria*.

HOTES. ESPÈCES. RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE. — NERESHEIMER a distingué, chez ses Fritillaires, deux espèces de *Neresheimeria* : *N. catenata* et *N. paradoxa*, d'après la forme des pseudopodes, caractère qui peut sembler déjà très fragile. Il nous le paraîtra d'autant plus que ces pseudopodes, je crois pouvoir le montrer, n'appartiennent pas au parasite.

D'ailleurs, NERESHEIMER n'a pas clairement indiqué comment ces deux espèces se répartissaient chez les Fritillaires. Encore moins est-il possible de connaître cette répartition chez les Fritillaires étudiées par LOHMANN. C'est donc pour le genre seulement que l'on peut parler de répartition géographique et œcologique. Je la résume par le tableau suivant, d'après les observations de LOHMANN, de NERESHEIMER, les miennes et celles d'UEBEL.

STATIONS	HÔTES
Courant équatorial nord, au sud des îles du cap Vert (LOHMANN)	*F. formica* FOL, *F. pellucida* BUSCH, *F. sargassi*, *F. haplostoma* FOL.
Contre-courant de Guinée, au sud des îles du cap Vert (LOHMANN)	*F. formica*, *F. pellucida*, *F. sargassi*. *F. haplostoma*.
Mer des Sargasses (LOHMANN)	*F. pellucida*.
Naples (LOHMANN)	*F. pellucida*.
Villefranche-sur-Mer (NERESHEIMER, Février-Mars 1903) [1]	*F. pellucida*, *F. haplostoma*.
Villefranche-sur-Mer (CHATTON, Mars-Avril 1911)	*F. pellucida*.
Banyuls-sur-Mer (CHATTON, Novembre 1906, Mars 1907)	*F. pellucida*.

1. NERESHEIMER a examiné en outre des planctons conservés pêchés à Villefranche par MOSER (mars 1900), SCHEEL (avril 1903) et par WOLTERECK (par 500 m.) ; à Marseille, par DRZWECKI (mai 1903) ; à Rovigno par REITZENSTEIN (mai 1903) ; à Messine par R. HERTWIG (mars 1899) ; à Chypre et à Bergen par MAAS. Il y avait des Fritillaires dans tous ces planctons, mais l'auteur ne dit pas quelles espèces et si toutes étaient parasitées. Il me semble très peu probable, étant donné ce que l'on sait de la répartition géographique de F. *pellucida*, que celle-ci ait été pêchée à Bergen. Toutes les autres données confirment ce que j'ai dit à ce sujet.

Comme l'on voit, c'est surtout chez *Fritillaria pellucida* que les *Neresheimeria* ont été rencontrées et c'est chez cette espèce, à peu près uniquement, qu'elles ont été étudiées. Des deux formes distinguées par NERESHEIMER, c'est *N. catenata* qui est, de beaucoup, la plus commune. C'est celle que j'ai revue moi-même à Banyuls et à Villefranche. Je la considère comme le type du genre.

Neresheimeria catenata NEREISHEIMER **1903**

Fig. 195-200, pl. XVIII.

Lohmania catenata NERESHEIMER (1903, p. 757-760, fig. II et III).
Lohmanella catenata NERESHEIMER (1904, p. 137-166, pl. X, fig. 1, 3, 5, 7, 13; pl. XI, fig. 15, 21, 24.
Neresheimeria catenata UEBEL (1912, p. 461).

FRÉQUENCE. — On vient de lire tout ce qui concerne la répartition œcologique et géographique de *Neresheimeria catenata*. Rappelons seulement que NERESHEIMER l'a trouvée aussi chez *F. haplostoma* FOL. L'auteur ne donne pas de renseignements très précis sur sa fréquence chez ces deux Appendiculaires. A Banyuls, je ne l'ai observée qu'à deux reprises, dans l'essaim du 21-23 novembre 1906 et dans celui du 26-28 mars 1907 qui m'ont fourni, tous deux aussi, *Apodinium mycetoides*. Je ne l'ai point revue dans les autres essaims de *Fritillaria pellucida*, observés à Banyuls et à Villefranche, en mars 1911, je n'en ai trouvé que deux exemplaires. Dans les essaims de novembre 1906 et de mars 1907, les parasites étaient assez abondants. J'ai estimé à 10 p. 100 environ, la proportion des individus infectés.

SITUATION DANS L'HOTE. — On connaît déjà l'aspect général du parasite et sa situation dans l'hôte. LOHMANN, qui est un spécialiste des Appendiculaires, le situe dans la « cavité génitale » des Fritillaires. C'est là aussi que le place NERESHEIMER.

Il est de fait qu'aux stades avancés, le parasite occupe, à peu près exactement, l'espace qui, chez l'hôte normal mûr, est pris par le testicule. Mais je ne pense pas, l'on verra pourquoi, qu'il s'introduise et se développe dans la glande génitale même.

Il est souvent par une de ses extrémités renflée en une sorte de tête, (*Kopfstück* de NERESHEIMER), au contact de la face postérieure de l'estomac.

C'est le cas, semble-t-il, pour tous les parasites observés par NERESHEIMER. Mais j'en ai rencontrés, moi-même, dont la tête était fort éloignée de la poche intestinale (fig. CXLIV).

« Tête » et rhizoides ». — La tête qui m'a paru, dans bien des parasites, plus élargie et plus aplatie que ne la figure Neresheimer porte, à sa périphérie, sur toute sa partie en saillie, de très longs rhizoïdes en manière de pseudopodes. J'ai vu ceux-ci plus nombreux, plus longs, plus fins que chez les parasites étudiés par Neresheimer. Ils rayonnent dans toute la région postérieure du corps de l'Appendiculaire. Quelle que soit

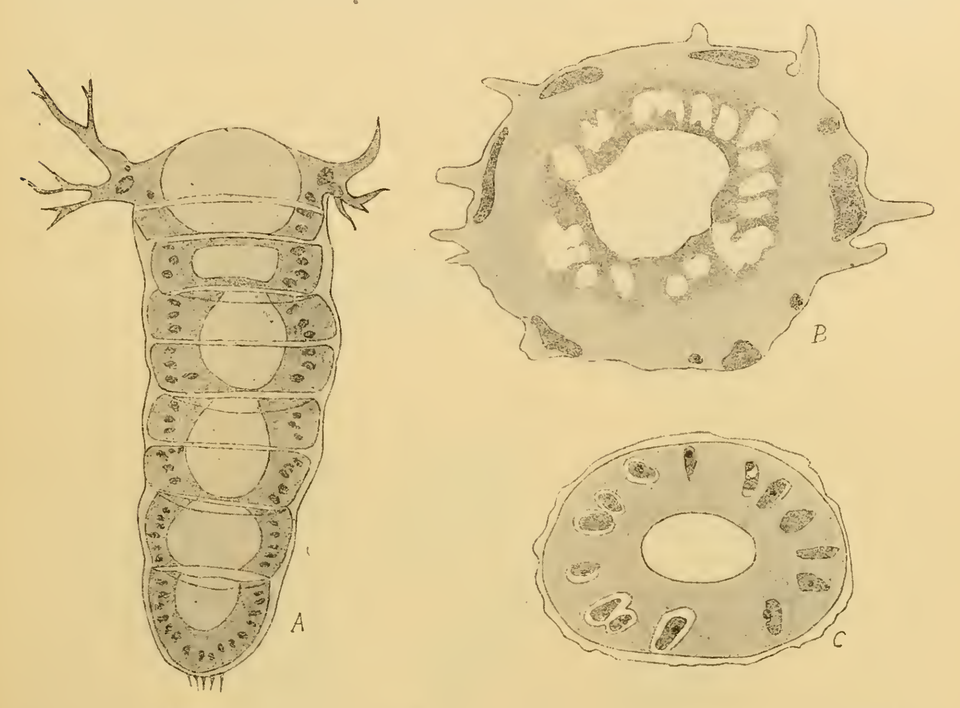


Fig. cxli. *im* Neresheimer (1904). *Neresheimeria catenata* (Neresh.) ; *a*, parasite entier, coupe longitudinale *b*, coupe transversale dans la région des « noyaux pseudopodiaux » ; *c*, coupe à travers un segment moyen.

la distance qui sépare la tête du parasite de l'estomac de l'hôte, il y a toujours des rhizoïdes qui atteignent cet organe et s'étalent à sa surface. Mais tant s'en faut qu'ils soient tous orientés de ce côté. J'en ai vu, même, dirigés en arrière. Il semble que, chez ses parasites fixés Neresheimer n'ait eu ni la tête, ni les rhizoïdes, dans leur complet étalement, ou que leurs fines extrémités aient été altérées ou rendues invisibles par la coagulation fixatrice.

Articles. — A cette tête fait suite, chez le parasite bien développé, une série d'articles — il y en a jusqu'à 10 — qui seraient sphériques, s'ils ne se comprimaient les uns les autres et ne se divisaient transversalement

par rapport à l'axe du parasite. Chez les parasites de NERESHEIMER, ces articles sont toujours d'autant plus petits qu'ils sont plus éloignés de la tête. Chez plusieurs des miens, c'était l'inverse (fig. CXLIV).

STRUCTURE PLASMODIALE DES ARTICLES — Ces articles sont formés d'un cytoplasme homogène et hyalin, absolument incolore et sont creusés au centre d'une cavité qui varie de la forme d'un fuseau à celle d'une sphère ou même d'une lentille, selon la forme de l'article. Les cloi-



FIG. CXLII. *in* NERESHEIMER (1904). *Neresheimeria catenata* (NERESH.) ; *a*, pseudopode avec « noyau pseudopodial » enserrant une cellule de l'hôte ; *b*, « noyau pseudopodiaux » ; *c*, « noyaux du corps ».

sons qui séparent ces cavités sont très minces et, même, souvent, incomplètes. Dans l'épaisse paroi cytoplasmique, les noyaux sont rangés en une assise régulière. Contrairement à ce qu'a constaté NERESHEIMER, ces noyaux sont très visibles *in vivo*. Ils apparaissent comme ceux des *Paradinium* sous l'aspect de vacuoles bien délimitées, et ils montrent même, en leur centre, à un examen attentif, le nucléole que NERESHEIMER a coloré chez ses parasites fixés.

Il est un point très important sur lequel je suis en désaccord avec cet auteur. NERESHEIMER a vu plusieurs fois des limites cellulaires entre ces

noyaux et il a tendance à considérer la paroi des articles comme un épithélium. Il la désigne couramment sous le nom de « Zellschicht ». Je la tiens au contraire pour un plasmode aussi parfait que celui des *Paradinium*. Et Neresheimer reconnaît lui-même que c'est bien un véritable plasmode que représentent toutes ses figures (sauf une, dessinée d'après le vivant), même les images des coupes : « Die Zellgrenzen sind, wie gesagt, am konservierten und gefärbten Tier nicht wahrnehmbar (auch durch Indulia konnte ich sie nicht sichtbar machen). » Et Dogiel (1908), qui a étudié un exemplaire de *Lohmanella*, n'a pu, lui non plus, constater de limites cellulaires. Jamais, sur le vivant, je n'ai vu de cloisonnement.

Structure plasmodiale de la tête. — La structure de la tête diffère notablement de celle des articles. Neresheimer a particulièrement bien mis en évidence ces différences. Elles apparaissent déjà sur le vivant. Au centre de la tête, on reconnaît bien une assise de noyaux, semblable à celle des articles. Mais, dans tout ce qui forme le bourrelet céphalique, dans toute la région d'où naissent les rhizoïdes, ils font défaut et sont remplacés par de grosses masses nucléaires granuleuses, irrégulières de forme, et d'ailleurs difficilement visibles *in vivo*.

Fig. CXLIII. *Nercsheimeria catenata* dan *Fritillaria pellucida* vue de profil (côté droit), pour montrer l'ouverture béante de l'étui (*et*) en arrière ; *œ*, œsophage; *p, c. a.* poche stomacale antérieure; *p. c, p.* poche stomacale postérieure. N. *Neresheimeria* : *tr*, *trophomère* ; *sp*[1], *sp*[2], *sp*,, gonomères successifs ; *et* : étui ; *q*. queue (× 190). Les noyaux pseudopodiaux ne sont pas représentés.

Sur les coupes, Neresheimer nous montre que ce bourrelet est constitué par un cytoplasme plus colorable que celui des articles ; que les noyaux, au lieu d'être ellipsoïdaux, de taille égale, avec un nucléole en leur centre, sont de forme irrégulière, de dimensions inégales, sans différenciation nucléolaire. Ils apparaissent homogènes. Ils sont

notablement plus gros que ceux des articles : 13 à 51 μ, contre 12 à 15 μ. Ils ne sont point, comme ces derniers, disposés en une assise régulière. Ce sont les « Pseudopodienkerne ».

Etui et rhizoides postérieurs. — Le bourrelet céphalique se prolonge vers l'extrémité postérieure du parasite, par une membrane souvent épaissie à son origine, et là, quelquefois nucléée, partout ailleurs, très mince et anhiste, qui protège comme le ferait un étui, toute la série des articles. A l'extrémité postérieure, elle recouvre et coiffe le dernier article. Là, elle est légèrement épaissie et sa face externe est hérissée de prolongements ressemblant aux rhizoïdes céphaliques, mais beaucoup plus courts.

Cette membrane, issue du bourrelet céphalique, enveloppe donc le corps de toutes parts. Neresheimer rapporte qu'il a hésité un instant à attribuer cette membrane au parasite plutôt qu'à l'hôte. Mais, sa continuité avec la tête l'a convaincu que la première interprétation était la bonne. C'est précisément de quoi nous discuterons tout à l'heure.

Formation et multiplication des articles (Début de la sporogenèse). — Le parasite se développe par multiplication des articles. La croissance paraît surtout localisée au pôle « céphalique ». L'article antérieur s'accroît, puis se scinde par étranglement, formant ainsi un nouvel article. Les articles ainsi formés sont capables, eux-mêmes, de se diviser. Quand le parasite s'est suffisamment accru pour affronter la marge postérieure du corps, la membrane d'enveloppe se rompt là où elle porte les petits rhizoïdes et la cavité du parasite s'ouvre largement à l'extérieur. Les articles qui ne se compriment plus les uns les autres s'arrondissent et se libèrent sous forme de corps blastuléens sphériques, à cavité centrale, que Neresheimer appelle les « blastoformes ». Leur sort est inconnu.

J'ai pu suivre, sur une Fritillaire bien vivante, pendant une demi-journée entière le processus de la sporogenèse — car il n'est pas douteux, pour moi, que les « blastoformes » ne soient qu'un stade préparatoire à la formation de flagellispores, comme sont, par exemple, les gonosphères des *Paradinium*.

Isolée du bocal de pêche à 10 h. 30 du matin, la Fritillaire présentait une *Neresheimeria* à 3 articles, y compris le céphalique. Son étui, largement ouvert à l'extérieur, témoignait que le parasite sporulait depuis un certain temps déjà. Je désignerai les articles, à partir de la tête, par les lettres A, B, C ; A sera la tête.

A 10 h. 50, A s'était notablement accru.

A 11 h. 10, A s'est scindé et a formé un article étroit et fortement comprimé. A_1 ; B et C, sans s'accroître, ont tendance à s'arrondir. C présente,

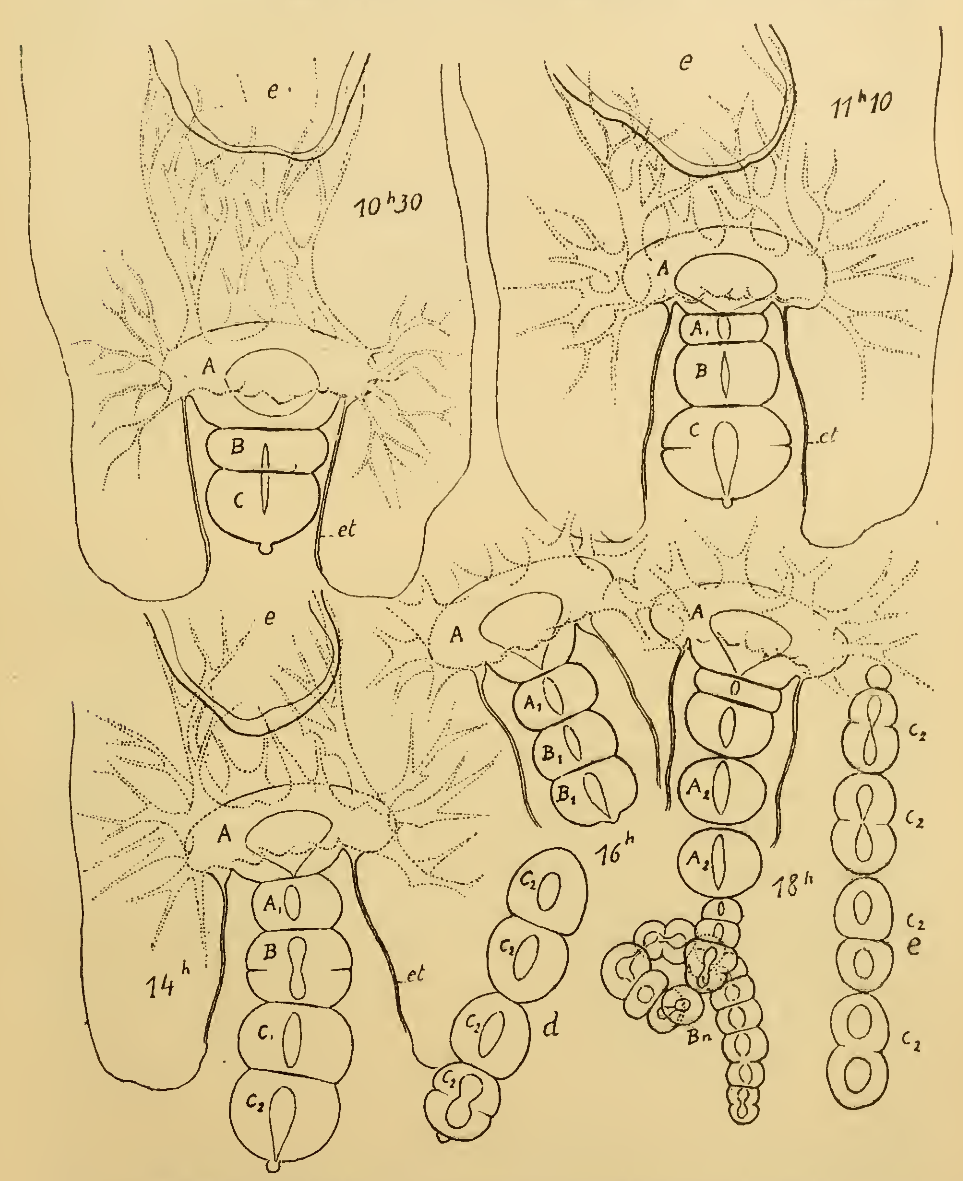


FIG. CXLIV. *Neresheimeria catenata* observée vivante pendant huit heures dans une *Fritillaria pellucida*; *e*, estomac de la Fritillaire; *et*, étui du parasite, largement ouvert en arrière. (× 190).

selon son équateur, l'indication d'un sillon de scission. Notons, la présence à son pôle postérieur, d'une sorte de bouton pédiculé,

A 14 h., A ne s'est pas modifié. A_1 s'est arrondi, B présente un sillon de scission, C s'est complètement divisé en C_1 et C_1.

A 16 h., A et A_1 ne se sont pas modifiés. B s'est à peu près complètement divisé en B_1 et B_1. Tout ce qui est issu de C est sorti de l'étui et gît au fond du vase. C'est un chapelet de 4 articles plus ou moins sphériques, dont le dernier est en voie de scission : C_2 C_2 C_2 C_2. A noter que le diamètre de ces articles est bien inférieur à celui de B. La paroi s'en est, aussi, beaucoup amincie. La masse du parasite se fragmente sans s'accroître. Les noyaux conservent leur volume primitif. Ils ne se multiplient pas. A chacun des pôles libres se voit un petit bouton. C'est évidemment le reste d'un pont d'étirement, dont l'existence prouve la solidarité des différents articles de la chaîne.

A 18 h., l'interprétation est devenue difficile : il semble que A ait formé un nouvel article qui s'est lui-même divisé; que A_1 se soit scindé en deux A_2 et A_2, que B ait subi une série rapide de scissions aboutissant à la formation d'un chapelet de 8 petits articles qui sont, eux-mêmes, tout près de se scinder en deux.

Ce chapelet tient encore à la souche, mais il sort en partie, de l'étui et forme boucle. Quant aux articles C détachés, ils sont toujours quatre mais fortement étranglés ou même scindés.

A 22 h., les choses en sont restées là, mais les parasites sont en voie d'altération. Celle-ci se manifeste par l'apparition de vacuoles dans le cytoplasme qui, d'homogène, devient granuleux.

En une autre occasion, j'ai suivi de près et dessiné la scission de deux gros articles libérés d'une *Neresheimeria*. Les figures 200 représentent différents stades de cette multiplication et donnent l'indication des temps. L'un des deux articles portait, à son pôle libre, un corps en forme de coupole, très réfringent et comme serti dans la paroi de l'article qui, autour de lui, présentait une striation, que je considère comme un vestige des plis dus à l'étranglement de scission. Ce corps réfringent disparut dans la suite, sans que je puisse dire comment. On remarquera, sur toutes ces figures dessinées *in vivo*, la netteté des silhouettes nucléaires et l'absence de tout cloisonnement cellulaire.

Stades reculés du développement. — Si la forme même de l'élément d'infestation est totalement inconnue, des stades reculés du développement ont pu être observés, qui sont fort intéressants à connaître pour l'interprétation du parasite.

Neresheimer en a fait une très bonne description et je reproduis ici

trois des figures de l'auteur et résume l'interprétation qu'il en a donnée.

Le stade le plus jeune est représenté par la figure CXLV A. On voit qu'il est constitué de deux parties bien distinctes. Une partie périphérique qui

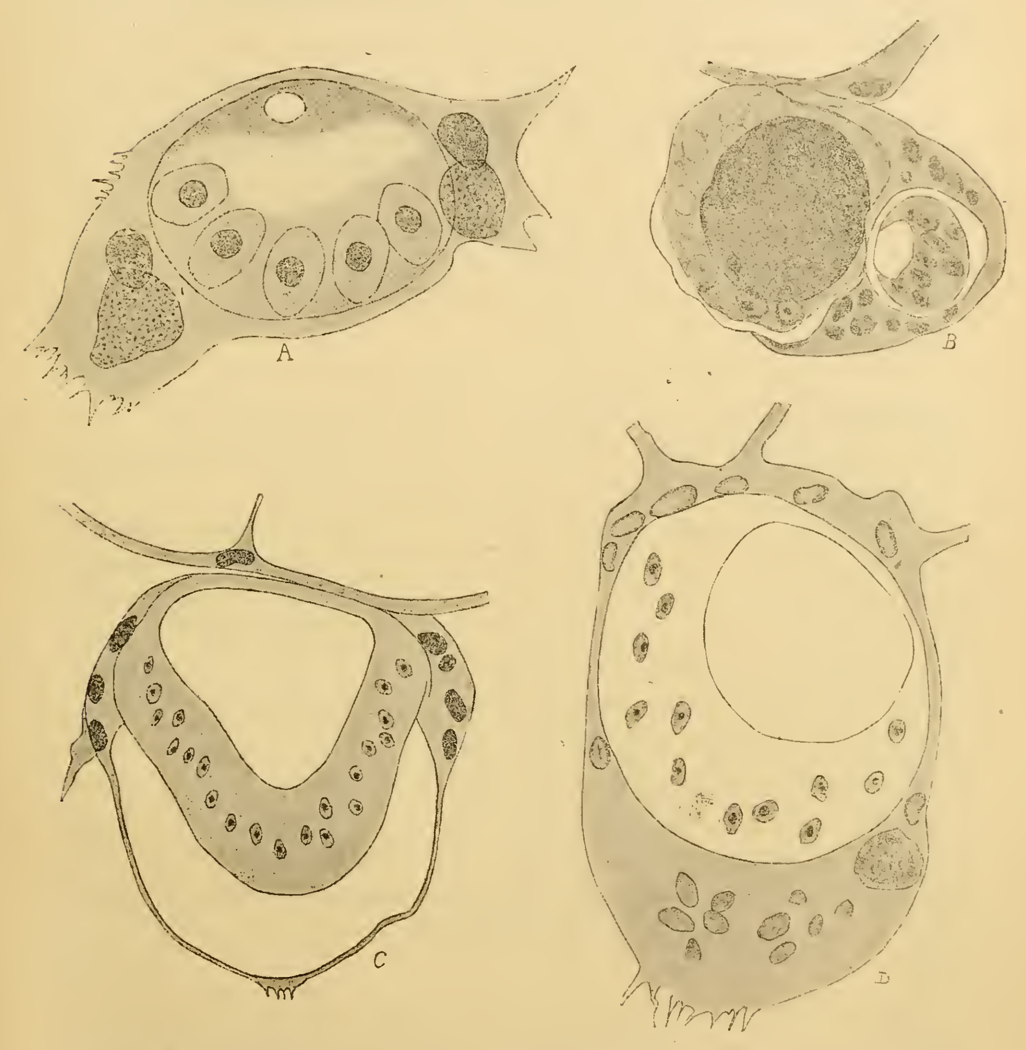


FIG. CXLV. *im.* NERESHEIMER (**1904**). *Neresheimeria catenata* (NERESH.) Très jeunes exemplaires « à deux feuillets » (*zweischichtige*). Ces figures et en particulier la figure B, illustrent notre interprétation de *Neresheimeria* comme un parasite réduit au plasmode globuleux creux à noyaux nucléolés, se développant au sein d'un organe de l'hôte (masse syncytiale à gros noyaux granuleux ou noyaux pseudopodiaux).

est le plasma amœboïde, avec les gros et irréguliers « noyaux pseudopodiques » et une partie centrale, régulièrement ellipsoïdale avec les noyaux bien calibrés du type des noyaux des articles. La masse centrale, creusée

d'une très petite cavitée est incluse tout entière dans la masse amœboïde.

La figure CXLV B montre un parasite plus développé. La cavité de la masse centrale est un peu plus étendue ; les noyaux sont plus nombreux. La masse amœboïde englobe l'ovaire par ses rhizoïdes.

Stade plus avancé encore. On voit la masse amœboïde s'amincir sur les côtés du parasite. Elle devient l'étui que nous connaissons chez le parasite bien développé. On y voit la continuité de la membrane avec le bourrelet céphalique.

A tous ces stades, la limite entre la masse centrale et la masse amœboïde est des plus nettes. Dès le plus jeune — NERESHEIMER y insiste lui-même — le contraste entre les noyaux de l'une et ceux de l'autre est tout à fait manifeste.

Voici ce qu'il dit de l'organisme à ce stade : « Das Tier ist auf dieser Entwicklungsstufe völlig zweischichtig, es gleicht fast genau einer typischen *Gastrula*, nur scheint die Stelle, wo der Urmund zu suchen wäre, verschlossen, wenn auch hier die Kerne jetzt schon fehlen. »

INTERPRÉTATION DES STADES JEUNES. CE QUI REVIENDRAIT A L'HOTE ET AU PARASITE. — Il semble que l'auteur, quelque peu fasciné par l'image gastruliforme qu'il avait sous les yeux, n'ait pas un instant douté que la masse amœboïde et la masse centrale fissent réellement, toutes deux, partie du parasite. Il avait cependant eu quelque hésitation, nous l'avons vu, sur l'attribution à la *Neresheimeria* de l'étui membraneux. Mais, c'est précisément parce qu'il constatait la continuité de cet étui avec le bourrelet céphalique qu'il se décidait à l'attribuer au parasite. Il posait donc en fait la nature parasitaire de la masse amœboïde. C'est bien cela, cependant, qui me paraît sujet à discussion. Et, contre la manière de voir de NERESHEIMER, je ferai tout d'abord valoir l'individualité des deux masses, l'une par rapport à l'autre, et leurs différences de structure, particulièrement de celle des noyaux.

Si les noyaux des articles sont d'un type très répandu chez les Protistes, ceux de la masse amœboïde, les « noyaux pseudopodiaux » ont tout l'aspect de noyaux de Métazoaires. Les figures même de NERESHEIMER et son texte expriment leur compète ressemblance avec ceux de la paroi stomacale : « Ein weiterer Beweis dafür (le rôle trophique de la masse amœboïde) ist mir die Æhnlichkeit zwischen diejenigen Kernen von Wirt und Parasit (les noyaux pseudopodiaux) die die Verdauungstätigkeit regeln. »

Par leur grande taille et leur contour irrégulier, ils rappellent ces noyaux hypertrophiés des cellules attaquées par les Grégarines ou envahies par les Coccidies, les gros noyaux de la cellule pariétale ou cellule hôte des *Gastrocystidæ,* ceux des lymphocytes de Polychètes infestés par les Microsporidies dites *Myxocystis,* et ceux du kyste réactionnel qui, chez les poissons et certains Arthropodes, emprisonne les amas microsporidiens que l'on nomme *Glugea.* La masse amœboïde serait donc un élément ou un organe propre à l'hôte, dans lequel le parasite aurait pénétré et resterait complètement inclus, jusqu'à ce qu'il le rompe, après l'avoir distendu sous la poussée de sa masse croissante.

La plaque syncytiale » de Fritillaria pellucida. — Mais ceci ne serait qu'une hypothèse toute gratuite et point acceptable, si nous ne pouvions montrer cet organe chez les Fritillaires indemnes de tout parasite. Or, cet organe existe et il est constant ; mais il ne semble pas avoir retenu, jusqu'ici, l'attention des zoologues. Je ne l'ai vu ni signalé, ni figuré par aucun de ceux qui ont étudié *Fritillaria pellucida* Fol. Je l'ai cependant observé chez tous les individus, immatures aussi bien que mûrs, que j'ai examinés. Je l'ai fait voir à Villefranche, à M. le professeur Salensky qui m'a dit ne l'avoir point, lui-même, remarqué. Il a été certainement omis dans le patient dénombrement des cellules qu'a fait Erich Martini (1909) chez cette Appendiculaire.

Cet organe est situé au pôle postérieur du testicule, contre lequel il est intimement appliqué. Ceci fait qu'il est souvent difficile à voir, surtout lorsque le testicule est peu développé. Mais il se révèle toujours à un examen attentif. C'est une sorte de plaque syncytiale de forme irrégulière qui présente toujours, sur ses bords, des expansions ramifiées, en tous points semblables aux pseudopodes ou rhizoïdes céphaliques des *Neresheimeria,* mais beaucoup moins développés. Sur les bords de cette plaque, on peut voir, lorsqu'elle se présente favorablement, de gros noyaux à contenu granuleux et sans nucléole, qui mesurent de 17 à 20 μ.

L'étude des coupes montre qu'ils sont identiques aux « noyaux pseudopodiaux » de Neresheimer. Ils sont situés, comme ceux-ci, à la périphérie de la plaque et tout à la base des rhizoïdes.

Lorsque le testicule mûr aborde la paroi du corps, dans la région interfurcale, où s'ouvrira l'orifice évacuateur des produits génitaux, la plaque syncytiale s'étale entre le testicule et la paroi. C'est alors qu'elle est le plus visible et que sa constitution apparaît le plus nettement.

Cette plaque syncytiale, dont je ne connais ni la signification morpho-

logique, ni le rôle physiologique, existe plus ou moins développée, plus ou moins étalée, chez toutes les *Fritillaria pellucida*, même chez celles des essaims où aucune *Neresheimeria* ne fut observée. Et chez les Fritillaires d'essaims parasités, elle ne faisait défaut que chez les individus infectés. Son existence est à rechercher chez les autres Fritillaires.

Hypothèse relative aux premiers stades de l'évolution du parasite. — Voici quelle conception je suis amené à me faire de l'évolution du parasite, à partir du moment de l'infestation jusqu'aux stades les plus jeunes décrits par Neresheimer : Le germe unicellulaire pénètre dans la cavité du corps de l'appendiculaire, dont les glandes génitales sont encore peu développées et va se loger dans l'organe syncytial. Le résultat de cette pénétration, est — réaction non rare — une hypertrophie de l'organe et de ses rhizoïdes, accompagnée d'une multiplication de ses noyaux, liée à une activité trophique accélérée. L'organe syncytial devient, en effet, l'organe nourricier du parasite — Neresheimer affirme, lui-même, ce rôle — l'intermédiaire par lequel celui-ci tirera ses nutriments du testicule d'abord, avec lequel il est en contact immédiat, et qui est progressivement résorbé, de l'ovaire ensuite qui subit le même sort, puis, de l'estomac, au niveau duquel il est conduit de proche en proche.

La fig. 14, pl. X, de Neresheimer, nous montre un stade de cette évolution : l'englobement du jeune ovaire par l'organe syncytial fortement accru et contenant, dans une vacuole, le parasite dont la forme blastuléenne s'est déjà réalisée. J'insiste ici à nouveau sur ce que toutes les figures que Neresheimer a données des stades jeunes montrent la masse parasitaire, sans continuité avec la masse syncytiale.

Nous aurions, en somme, ici, quelque chose de tout à fait analogue à ce que Mrazek (1910) a fait connaître, relativement au parasitisme des *Myxocystis* chez les Oligochètes. Cet auteur a montré que l'organisme ainsi dénommé, et considéré, jusqu'alors, comme un genre spécial de Microsporidies, n'était autre chose qu'un complexe formé par la cellule hôte, le leucocyte de l'Annélide considérablement hypertrophié, dont le noyau s'est lui-même, accru et multiplié, et par la microsporidie qui a envahi cette cellule. Le leucocyte a édifié, de toutes pièces, à sa surface, une brosse absorbante. La formation de cette brosse, l'accroissement du leucocyte, la multiplication de ses noyaux, sont autant de preuves que son activité trophique s'est accrue sous l'effet du parasite, et tout à son bénéfice.

J'ai fait connaître moi-même (1910) des faits de même ordre, dans l'histoire du kyste de Gilruth, ce sporozoaire énigmatique de la caillette des Ovidés. Là, il n'est pas encore possible de dire si c'est une cellule épithéliale ou un leucocyte mononucléaire qui est parasité. Quoi qu'il en soit, cette cellule s'hypertrophie sous l'action du parasite dans de telles proportions que son diamètre devient de quinze à vingt fois celui de l'élément indemne. Le noyau s'accroît de même. Cette cellule, la cellule pariétale du kyste de Gilruth, se recouvre, elle aussi, d'une brosse très dense, dont les cils s'insinuent dans les interstices cellulaires de la muqueuse stomacale. Le parasite qui reste pendant toute sa croissance et sa sporulation [1] complètement inclus au centre de cette cellule ne peut se nourrir que par son intermédiaire.

Tout récemment, GILRUTH et BULL (1912) ont trouvé, chez les Marsupiaux, plusieurs parasites tout à fait voisins de *Gastrocystis gilruthi* CHATTON et ont vérifié chez eux que la cellule pariétale appartenait bien à l'hôte. Chez tous, elle se présente avec les mêmes caractères de cellule nourricière, énormément hypertrophiée, à surface absorbante. Chez *Haplogastrocystis macropodis*, la brosse prend l'aspect d'un véritable chevelu.

L'accroissement de la plaque syncytiale, l'épanouissement considérable des rhizoïdes sont, je crois, dans le cas des *Neresheimeria*, des phénomènes de même ordre que ceux dont je viens de rappeler l'existence chez les *Myxocystis* et les *Gastrocystidae*.

CE QUE SERAIENT LA NERESHEIMERIA INTÉGRALE ET SES AFFINITÉS [2]. — *Neresheimeria*, telle qu'elle a été comprise jusqu'ici, serait ainsi un

1. Je ne dis ni schizogonie, ni sporogonie.

2. Ce chapitre était déjà rédigé lorsque parut la description par B. COLLIN (1913) d'un Ellobiopsidé ectoparasite des Nébalies : *Parallobiopsis Coutieri* (v. p. 395), qui offre avec *Neresheimeria* des analogies qu'on ne peut méconnaître :

1° Etat plasmodial du corps, segmentation en articles qui se séparent par cloisonnements successifs d'un article proximal (trophomère).

2° Existence dans l'article proximal d'une couronne de gros noyaux trophiques et de nombreux petits noyaux générateurs, qui seuls passent dans les articles distaux lors du cloisonnement.

Les noyaux trophiques qui ne peuvent être considérés ici que comme appartenant en propre au parasite, rappellent par leur structure leur situation et leur rôle, les noyaux pseudopodiaux de *Neresheimeria*.

Ces analogies, et plus généralement cet exemple, que nous rencontrons pour la première fois chez les organismes qui nous occupent, d'un dualisme nucléaire certain, affaiblit quelque peu la valeur de l'hypothèse que nous venons d'exposer. Nous ne pensons pas cependant nuire à l'orientation des recherches futures en la maintenant. Il faut d'ailleurs tenir compte de cette différence importante entre les deux parasites : discontinuité entre le cytoplasme à gros et le cytoplasme à petits noyaux chez *Neresheimeria*, fusion de ces deux cytoplasmes chez *Parallobiopsis*. Notre conception de la nature et des affinités de *Neresheimeria* n'est, d'ailleurs, pas strictement solidaire de l'hypothèse de sa nature hétérogène. Le cas de *Parallobiopsis*, où l'on voit une sporulation à flagellispores s'ébaucher dans l'article distal ne peut que nous confirmer dans notre opinion que *Neresheimeria*, quelle que soit par ailleurs sa structure n'est point un être à deux feuillets embryonnaires, mais un plasmode de protiste.

complexe formé de la plaque syncytiale et du parasite proprement dit. Celui-ci, la *Neresheimeria* intégrale, serait seulement le plasmode à noyaux ellipsoïdaux nucléolés.

C'est du parasite ainsi compris que nous pourrions essayer, maintenant, d'entrevoir les affinités. Sa structure et ce que nous connaissons de son évolution sont fort simples. C'est un plasmode endocellulaire sphérique et creux, qui se nourrit par l'intermédiaire de la plaque syncytiale, et s'accroît à son intérieur. Il bourgeonne à l'un de ses pôles, des articles sphériques et creux comme lui, eux-mêmes capables de division, qui se séparent et se libèrent, sous forme de corps qui seraient blastuliformes s'ils étaient cloisonnés.

La structure cytologique de ce plasmode est celle d'un *Paradinium*. Le mode de croissance localisée, le processus de bourgeonnement de ce plasmode, c'est la croissance hétérogène, c'est l'expulsion des masses plasmodiales chez *Paradinium Poucheti*. Les « blastoformes » de NERESHEIMER, ce sont nos gonosphères ! Il y a, cependant, des différences notables entre les deux organismes : 1° le plasmode de *Neresheimeria* a une forme et une extension définies. Cela tient, évidemment, à ce qu'il est endocellulaire et limité dans sa croissance par le volume de la masse même qui le contient. Il est sphérique, comme est sphérique le plasmode des *Syndinium* aux stades encapsulés ; 2° le plasmode de *Neresheimeria* est creux.

HOMOLOGIES ET SIGNIFICATION DE LA CAVITÉ. LA CONCEPTION DES BLASTULOÏDEA. — C'est la cavité du plasmode qui a valu au parasite d'être considéré comme un Mésozoaire. C'est par elle que NERESHEIMER caractérise les *Blastuloïdea*. Quelle est donc la valeur de ce caractère ? DOGIEL, pour qui *Neresheimeria* est un Mésozoaire, à la condition qu'elle soit un *Catenata* et non un *Blastuloïdea*, a déjà fait remarquer que des cavités semblables à celle de *Nereisheimeria* se rencontrent chez des Protozoaires ; en particulier chez beaucoup de Péridiniens et chez la Chytridinée *Blastulidium pœdophtorum* C. PÉREZ.

Pour ce qui est des Péridiniens, c'est probablement à la « lacune aqueuse » que DOGIEL fait allusion. L'homologie de cette formation à la cavité de *Neresheimeria* ne me paraît pas très manifeste. Par contre, elle me paraît très saisissante avec la cavité que nous avons observée dans le plasmode des *Syndinium* parasite des *Clausocalanus* (p. 307, fig. CXXXV *bis*). Cette cavité m'a paru constante chez ces parasites, aux stades moyens de leur développement. Or, elle fait toujours défaut dans l'espèce, très voisine, parasite des *Paracalanus* et des *Corycœus*. Chez les *Syndinium* au

moins, l'existence d'une cavité, dans le plasmode, a toutes les apparences d'un caractère tout à fait secondaire, propre au plus à distinguer des espèces.

La cavité que présente *Blastulidium pœdophtorum* est non moins intéressante à considérer ici. Cet organisme est parasite dans les œufs de divers Cladocères. J'ai montré que ses germes étaient des flagellispores à un flagelle (chytridiospores) et que sa place était, par conséquent, dans les Chytridinées (**1908**), tout à côté des *Olpidium*, dont diverses espèces sont parasites des œufs de Rotifères. Entre les deux genres, il n'y a, morphologiquement, que cette différence : le sporange est creux chez le premier, plein chez le second. Ici non plus, la cavité n'a nullement la signification et la valeur que lui attribue NERESHEIMER chez le parasite des Fritillaires[1].

LA SIGNIFICTAION DU DÉVELOPPEMENT CATÉNULAIRE. LA CONCEPTION DES CATENATA. — Ce n'est pas seulement contre la conception des *Blastuloïdea* que *Blastulidium pœdophtorum* nous fournit des arguments. Ceux dont il nous arme contre la conception des *Catenata* sont tout aussi saisissants.

Au point de vue de la reproduction, les *Blastulidium* diffèrent des *Olpidium* par l'existence d'une multiplication endogène plasmotomique, que PÉREZ **1905** a bien décrite et que j'ai revue moi-même. Les corps blastuliformes s'allongent, s'étirent en haltères, puis, se divisent. Il y a là quelque chose qui, DOGIEL l'a remarqué déjà, rappelle beaucoup la scission des articles chez *Neresheimeria*. Il arrive même que plusieurs scissions, s'ébauchent en même temps, le long d'un parasite étiré, et qu'il se produise une véritable chaîne. Chez des Chytridinées très voisines, celles qui constituent la tribu des Ancylistées et particulièrement chez les *Catenaria*, les articles restent plus ou moins étroitement unis. Et la chaîne ainsi formée est le stade le plus durable du parasite. Le genre *Catenaria*, dont les espèces vivent en parasites dans la cavité générale des Nématodes et des Rotifères, s'imposait, par son organisation, par son nom, et, aussi, par son ancienneté, comme le type des *Catenata*. Mais on ne pouvait, bien entendu, ranger dans ce groupe les *Olpidium*, les *Chytridium*, les *Sphaerita*, etc.,

1. Dailleurs, l'étude des stades jeunes montre que la cavité du parasite n'est pas primitive. Elle est d'abord très réduite et ne se développe qu'au cours de la croissance.

1. Je puis, maintenant que la nature flagellée des *Blastocystis* est établie (CHATTON **1917**, *loc.. cit.* p. 350), faire remarquer l'analogie étroite qui existe entre les sphères plasmodiales à grande lacune centrale de ces parasites et la structure des articles de *Neresheimeria*. Comme ces derniers, d'ailleurs, les *Blastocystis* sont capables de multiplication par scission.

qui n'ont pas de multiplication plasmotomique, ni même les *Blastulidium* dont la multiplication plasmotomique ne produit pas de chaînes durables.

On eût pu, par contre, y comprendre tous ceux des vrais Péridiniens (*Ceratium, Dinophysis, Gonyaulax* etc.) qui forment des chaînes linéaires exactement comparables à celles non génétiquement polarisées d'*Haplozoon lineare* où toutes les cellules se multiplient parallèlement.

On aurait dû surtout y inclure certains ciliés astomes (*Anoplophrya, Polyspira*) à bourgeonnement caténulaire, à chaînes par conséquent morphologiquement polarisées.

DOGIEL n'est cependant pas allé jusque-là. Il a prudemment restreint son groupe à ne comprendre que des organismes dont l'évolution complète et les affinités étaient encore inconnues. C'était le condamner dès sa naissance.

ANALOGIES AVEC PARADINIUM POUCHETI. — Aussi, n'imiterons-nous pas cet auteur. Nous laisserons *Neresheimeria* dans son isolement provisoire, sans, toutefois, nous interdire de rechercher, parmi les organismes que nous connaissons, ceux avec lesquels elle semble présenter le plus d'analogies. Ce sont, incontestablement, les *Paradinidæ*, et, en particulier, *Paradinium Poucheti.*

Ces analogies sont : 1° la structure plasmodiale, à gros noyaux vésiculeux, nucléolés ;

2° La croissance localisée. A cet égard, l'article céphalique de *Neresheimeria* correspond, sinon pas sa structure, du moins par la prolifération active dont il est le siège, aux blastodes des *Paradinium.* La série des articles, qui se divisent beaucoup plus qu'ils ne s'accroissent, est quelque chose comme le plasmode quiescent ;

3° L'expulsion périodique de masses plasmodiales, d'où il résulte que la sporogenèse est extérieure à l'hôte, comme chez *Paradinium Poucheti.* Les blastoformes de *Neresheimeria* seraient donc comparables aux gonosphères de *Paradinium.* DOGIEL a déjà comparé les sporanges de *Blastulidium* avec les blastoformes de *Neresheimeria,* et émis l'idée que ceux-ci, comme ceux-là, se résolvaient en définitive en spores. Je suis bien convaincu qu'il en est ainsi. Le « blastoforme » de NERESHEIMER, tel qu'il se détache de la souche ne peut être considéré comme la forme de reproduction. Ce n'est poit une blastula, ce n'est point une larve, c'est un sporange. Je l'ai montré subissant, en dehors de l'hôte, une série de divisions sans croissance, conduisant à des formes de plus en plus petites [1]. Nul doute que ces divisions n'aboutissent, en définitive, à la dissociation

des énergides du plasmode, et que, dans ces éléments individualisés, l'on reconnaisse les spores de quelque Flagellé dont elles fixeront, par leur morphologie, la place dans la classification. Je ne serais pas étonné que celle-ci soit parmi les Paradinides, ou tout à leur voisinage.

III. Neresheimeria et Amæbophrya.

Peut-être me fera-t-on grief de séparer ici *Neresheimeria* des *Amœbophrya* que Neresheimer comprenait aussi dans ses *Mesozoa Blastuloïdea.*

Je rappelle que ces parasites ont été signalés, tout d'abord, chez les Acanthometrides par R. Hertwig (1879) qui les considérait comme partie intégrante de l'hôte, et qui fit partager son opinion à Bütschli (1881) et à Hæckel (1887). Fol (1883) les revit chez *Sticholonche zanclea* et soupçonna leur nature parasitaire.

Celle-ci fut résolument admise par Korotneff (1891) qui rapprocha le parasite des Orthonectides et par Keppène (1894) qui en fit un Acinétien, erreur dont Collin (1912), dans sa belle monographie de ce groupe, vient de faire définitivement justice[1]. C'est à Borgert (1897) que l'on doit l'étude la plus complète et la plus soignée des *Amœbophrya*. Je renvoie à cet auteur pour tout ce qui est de l'organisation du parasite et je me borne à reproduire ici sa conclusion : « Da nach Lage der Dinge manches unaufgeklärt bleiben musste, in mehrfacher Beziehung jedoch eigenartige Verhältnisse vorliegen, so wäre zu wünschen, dass erneute Untersuchung bald weitere Aufklärung über die behandelten interessanten Thierformen brächte. »

Dogiel (1908) a lui-même fait une critique, d'après quelques observations personnelles, du rapprochement d'*Amœbophrya* de *Neresheimeria.* Mais elle se réduit à confirmer que, chez *Amœbophrya*, la structure est plasmodiale, comme chez *Neresheimeria*, ce qui pourrait aussi bien s'interpréter en faveur d'une parenté.

J'ai étudié moi-même quelques exemplaires d'*Amœbophrya*, chez *Sticholonche zanclea*, à Banyuls. Mes observations, d'ailleurs assez superficielles, ne m'ont rien appris de différent de ce qu'ont dit les auteurs. Mais, de l'ensemble de ce que je sais de ces organismes, je conserve l'impression qu'il n'y a, véritablement, aucune relation de parenté entre *Amœbophrya* et *Neresheimeria.* L'interprétation que j'ai proposée de cette dernière forme

1. Neresheimer mentionne qu'*Amœbophrya sticholonchæ* a été trouvé par Doflein chez *Noctiluca miliaris.*

détruirait l'homologie que l'on établissait entre l'étui membraneux (qui appartiendrait à l'hôte) et l'enveloppe d'*Amœbophrya* aux stades invaginés, qui serait partie intégrante du parasite.

L'on pourrait être tenté de voir dans la « ciliation » spirale du corps un critérium crucial de distinction. Mais cette ciliation ne doit pas être interprétée sans prudence. Je ne pense pas qu'il s'agisse là de véritables cils, comme ceux qui revêtent le corps des Hétérokaryotes. Chez *Amœbophrya*, les « cils » ou groupes de cils correspondent aux noyaux et j'inclinerais pour cela à les considérer comme des flagelles. Ils me semblent tout à fait comparables aux flagelles d'*Orchitosoma parasiticum* (CHATTON **1913**), avec lequel *Amœbophrya* présente, par ailleurs, quelques ressemblances. Je n'éprouverais pas de surprise à apprendre que les *Amœbophrya*, après leur sortie de l'hôte, se dissocient en autant d'éléments flagellés qu'ils présentent de noyaux, comme semble d'ailleurs le prouver, la condition monoenergide des tous premiers stades. La connaissance de ces éléments révélera, peut-être, les affinités de ce parasite. D'ici là, rien ne permet de le classer à côté des *Neresheimeria*.

Neresheimeria paradoxa NEREISHEIMER 1904

Lohmanella paradoxa NERESHEIMER (**1904**, fig. II, VI, XIV).
Neresheimeria paradoxa UEBEL (**1912**).

NERESHEIMER ne désigne clairement ni le type de l'espèce, ni ses hôtes. Il la caractérise par la forme digitée, non ramifiée, des pseudopodes. qui peut n'être que l'expression d'un état physiologique du parasite.

LES ELLOBIOPSIDAE COUTIÈRE, 1911

Sommaire

HISTORIQUE. COMPRÉHENSION DU GROUPE. — COUTIÈRE (**1911**) a créé la famille des *Ellobiopsidae* pour un ensemble de Protistes parasites des Crustacés pélagiques, dont le type est l'*Ellobiopsis Chattoni* CAULLERY (**1910** *a*), que ce savant a considéré comme présentant avec les Péridiniens des affinités probables.

BATE (**1888**) est, semble-t-il, le premier qui ait fait mention de l'un de

ces organismes. C'est un parasite d'une crevette pélagique : *Pasiphaea cristata* BATE, pêchée par le Challenger aux îles Fidji. C'est, aujourd'hui, le type du genre *Staphylocystis* COUTIÈRE : *S. racemosus*.

THOMAS SCOTT (1896) fit aussi, dans un de ses nombreux mémoires sur la faune du Loch-Fyne (Ecosse), une très brève mention d'un parasite fixé sur les antennes de *Calanus finmarchicus*.

CAULLERY (1910 *a* et *b*) a retrouvé, à Banyuls-surMer, ce parasite dont il a fait le type du genre *Ellobiopsis*. C'est à lui que l'on doit la première étude précise d'un de ces organismes. En 1911, APSTEIN, ignorant ces travaux, a mentionné et figuré, d'une manière très sommaire, et sans l'interpréter, un ectoparasite de divers Copépodes pélagiques des mers du Nord, qui est certainement un *Ellobiopsis*.

COUTIÈRE (1911 *a* et *b*) a étudié toute une série d'*Ellobiopsidae* parasites des crevettes bathypélagiques recueillies à bord de la *Princesse-Alice* et du *Pourquoi-Pas ?* Il les répartit en deux genres : *Staphylocystis* et *Ellobiocystis*, ce dernier comprenant 7 espèces.

Enfin, tout récemment, B. COLLIN (1913) a décrit, sous le nom de *Parallobiopsis Coutieri*, un ectoparasite des Nébalies, *Nebalia bipes* (O. FABR.), des canaux de Cette.

Les quatre genres ont un air de famille manifeste qu'ils tiennent d'un habitus à peu près semblable : corps généralement robuste, segmenté perpendiculairement à l'axe de fixation, protégé par une membrane lisse et continue; d'une structure partout indivise — plasmodiale — du contenu des articles, de conditions d'existence analogues : parasitisme ou commensalisme externe sur les Crustacés,; mais nous verrons que leur structure, tout en conservant certains traits généraux communs (existence de stades à noyaux mal individualisés), offre de très importantes variations. Les rapports réels de ces formes entre elles et leur place définitive dans la systématique des protistes ne pourront être fixés, que lorsque seront connus les stades préparatoires et les éléments de la reproduction dont on doit dire, maintenant, qu'on ignore à peu près tout.

Je n'ai pas étudié par moi-même ces organismes et ne les connais que par les préparations que MM. CAULLERY, COUTIÈRE et mon ami B. COLLIN ont bien voulu me montrer et les descriptions et les figures qu'ils en ont données. De ces documents, je n'extrairai ici que ce qui nous est indispensable pour donner une idée de leur structure et de ce que l'on connaît de leur évolution et discuter ensuite de leurs affinités qui sont encore bien obscures. Je résumerai d'abord l'étude objective des genres et des espèces,

d'après CAULLERY, COUTIÈRE et COLLIN et je considérerai ensuite l'ensemble de ces formes au point de vue de leur éthologie, de leur cytologie et de leur position systématique.

Genre **ELLOBIOPSIS** CAULLERY 1910 *a*

Ellobiopsis CAULLERY (1910 *a*, p. 440).
Ellobiopsis CAULLERY (1910 *b*, p. 201).
Non Ellobiopsis COUTIÈRE (1911 *a*, p. 409).

Espèce type du genre :

Ellobiopsis Chattoni CAULLERY 1910 *a*

Ellobiopsis Chattoni CAULLERY (1910 *a*, p. 440).
Ellobiopsis Chattoni CAULLERY (1910 *b*, p. 201-214, fig. A, B, C, et pl. V, fig. 3-14).

Type de l'espèce parasite externe de *Calanus helgolandicus* CL. [1] à Banyuls-sur-Mer. Avril-mai.

HOTES. STATIONS. — *Calanus helgolandicus*[1] est un Copépode rare à Banyuls-sur-Mer. CAULLERY ne l'a observé qu'à deux reprises, le 15 avril et le 12 mai 1910. Je ne l'ai trouvé, moi-même, dans mes pêches, que tout à fait exceptionnellement et toujours à l'état d'individus isolés.

Par contre, il était fort commun, à Villefranche, à la fin de mars 1911. Ni là, ni à Banyuls, je ne l'ai vu parasité. CAULLERY a pu, le 12 mai 1910, jour où les *Calanus* étaient nombreux, recueillir une dizaine d'individus infestés. Mais la Méditerranée ne semble pas être l'habitat de prédilection du *Calanus helgolandicus*, ni le milieu le plus propre à l'expansion de son parasite.

L'un et l'autre paraissent être surtout des formes septentrionales : Au Loch Fyne, TH. SCOTT (1896) les trouve souvent en abondance. Il a pêché des *Calanus* parasités en plein mois d'août 1910. Dans la mer du Nord, et dans la Baltique, APSTEIN (1911) les a rencontrés en février, en août et en novembre, non seulement sur *Calanus finmarchicus*, mais aussi sur *Pseudocalanus* (sp. ?) et *Acartia Clausi*.

Ces trois auteurs s'accordent à reconnaître que le parasite est fixé le plus souvent sur les antennes ou, tout au moins, sur les appendices céphaliques.

MORPHOLOGIE. — Décrivons là brièvement, d'après CAULLERY. Le

1. Certains auteurs (SARS 1903, VAN BREMEN HAAG 1908) distinguent *C. helgolandicus* CL. de *C. finmarchicus* GÜNNER qui serait une forme exclusivement arctique. GIESBRECHT au contraire applique le nom de *C. finmarchicus* aux formes méditerranéennes.

stade le plus jeune qui soit connu est un petit corps ellipsoïdal, très semblable à un tout jeune *Oodinium*, dont le pôle fixé, légèrement atténué, se prolonge en un robuste tronc pédonculaire qui pénètre, sans se ramifier, mais en s'effilant quelque peu, très profondément, dans la cavité de

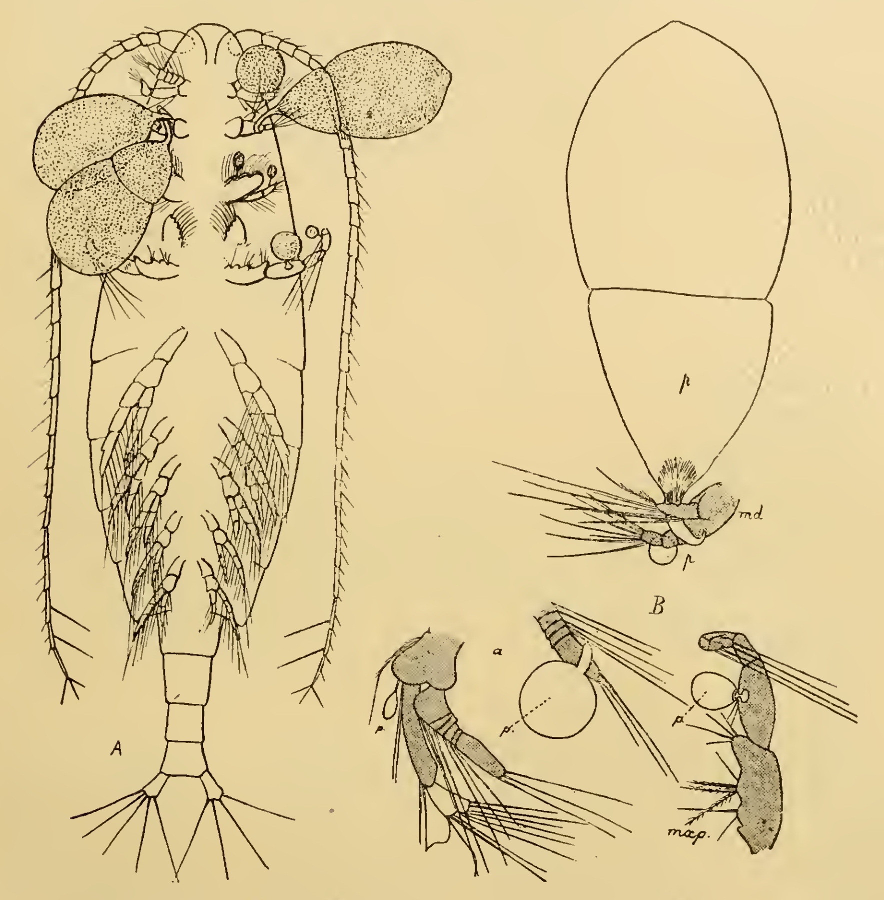


Fig. CXLV *bis. im.* Caullery (1910). *Ellobiopsis Chattoni* Caull. ; *a*, *Calanus helgolandicu* : porteur de parasites à différents états de développement ; *b*, ces mêmes parasites plus grossis.

l'appendice. A un stade plus développé, le parasite est devenu sphérique, puis piriforme.

Adulte, il mesure alors jusqu'à 700 μ de long sur 350 μ de large. N'était cette taille considérable et la robustesse du tronc fixateur, il rappellerait de très près *Apodinium mycetoïdes*. Et cette ressemblance va s'accuser encore : le parasite complètement accru se scinde, par une constriction transversale qui est, ici, beaucoup plus proche du pôle fixé que

du pôle libre, en deux masses que l'on est tenté, non sans raison, d'homologuer au trophocyte et au gonocyte des *Apodinium*.

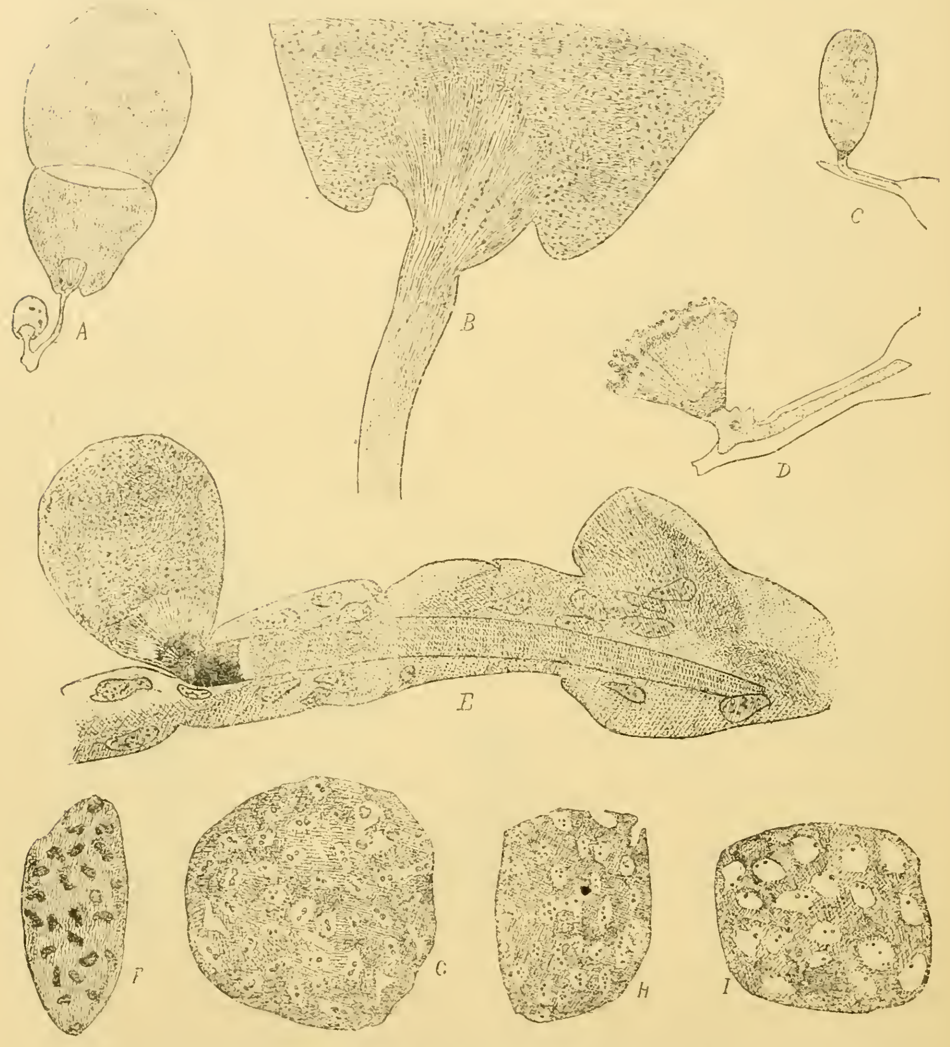


FIG. CXLVI. *im.* CAULLERY (1910). *El'obiopsis Chattoni*; *a*, coupe longitudinale du stade le plus avancé, montrant la séparation des deux parties proximale et distale et la fixation par un pédoncule à un appendice de l'hôte coupé transversalement (× 45) ; *b*, coupe de la portion basilaire du parasite précédent (× 280); *c*, stade très jeune (× 280) : *d*, portion basilaire du même (× 750); *e*, stade moyen montrant la tige de fixation engagée dans l'antenne de l'hôte (× 280) ; *f*, fragments de coupes d'*Ellobiopsis* à divers stades montrant l'aspect des particules chromatiques (× 1125).

A tous ces stades, le parasite est incolore, translucide lorsqu'il est jeune, d'un blanc opaque lorsqu'il est gros, à structure uniformément et finement granuleuse, sans différenciations nucléaires apparentes. Il

est enveloppé d'une membrane continue, lisse, anhiste et résistante. A la jonction du pédicule avec le corps, on distingue, comme chez les *Oodinium*, une structure fibrillaire très accusée. Ce parasite qui, par son habitus général, son galbe et la structure de son pédoncule, tient à la fois des *Apodinium* et des *Oodinium* s'en montre très différent par sa structure nucléaire. C'est même à peine si, chez lui, l'on peut parler de noyaux, quel que soit le stade du développement.

Structure. — Aux stades jeunes, le cytoplasme est finement réticulé, sidérophile. Dans ses mailles, se voient des sphérules claires, qui paraissent représenter les noyaux. Plus tard, ces sphérules se chargent de matière sidérophile, et paraissent se diviser par étirement. Il est certain qu'elles se multiplient parallèlement à la croissance. A des stades plus avancés encore, ces sphérules qui, jusque-là, étaient à même le cytoplasme, se montrent entourées d'une auréole claire oblongue. Chez les parasites biloculés, la structure est différente dans les deux loges. Les figures de Caullery reproduites ici (cxlvi F. G. H. I.) représentent ces structures pour l'un des parasites.

Dans la loge proximale, le cytoplasme est très sidérophile ; les granules chromatiques sont groupés au sein d'auréoles claires. Dans la loge distale, le cytoplasme est moins chromatique, les auréoles sont plus étendues, mais elles ne contiennent qu'un ou deux granules très petits.

La structure du pédoncule est à peu près exactement celle du pédoncule d'un *Oodinium*. Elle est fibrillaire, surtout dans la région proche du corps, et dans celui-ci, les fibrilles s'épanouissent en une gerbe qui occupe une bonne part du pôle fixé. La tige interne à l'hôte est d'apparence homogène (ce qui tient vraisemblablement au tassement des fibrilles) ; elle se termine en cône mousse. C'est là, en vérité, la seule différence avec le pédoncule des *Oodinium*. Encore n'est-elle pas essentielle, car nous savons combien est variable, chez ces derniers, la manière dont se termine l'appareil fixateur.

Le corps et aussi, semble-t-il, le pédoncule, sont complètement enfermés dans une cuticule. Chez les parasites biloculés, chaque article du corps a sa paroi propre dans la région mitoyenne, où il existe même un vide lenticulaire, les deux segments n'étant au contact que suivant un cercle périphérique.

Hypothèse sur l'évolution du parasite. — L'évolution ultérieure du parasite n'a pu être suivie. Caullery suppose que le segment distal peut se détacher du segment proximal, et donner naissance à un grand

nombre de flagellispores, dont l'appareil nucléaire serait déjà représenté par les « chromidies » ou plutôt les « sporétics » dispersées dans le cytoplasme.

En ce qui concerne l'évolution ultérieure du parasite, je partage complètement, pour les raisons que je donnerai plus loin, les présomptions de CAULLERY. Je ferai remarquer, dès maintenant, que l'une des figures d'APSTEIN, qui représente un *Ellobiopsis* apparemment plus avancé dans son développement que ceux observés par CAULLERY, semble confirmer que le segment distal est destiné à se détacher, ou, tout au moins, à évoluer indépendamment du segment proximal. Ce segment distal, porté sur le segment proximal fortement accru, s'est sécrété une épaisse membrane kystique qui témoigne que sa période de végétation est terminée et qu'il est entré dans une phase de repos plus ou moins prolongée. L'accroissement du segment proximal prouve que celui-ci a, pendant ce temps, continué de végéter, et qu'il va, selon toute probabilité, se scinder à nouveau.

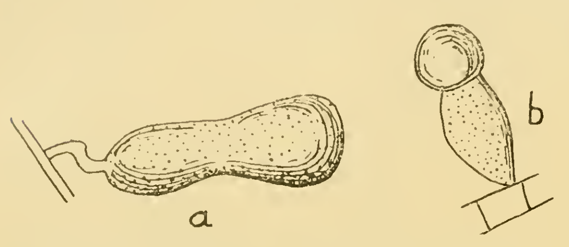


FIG. CXLVII. *im.* APSTEIN (1911). « *Parasit* 19 » sur les antennes et le céphalothorax de *Calanus*, *Acartia* etc., correspondant certainement à un *Ellobiopsis*.

Genre **STAPHYLOCYSTIS** COUTIÈRE 1911

Ellobiopsis COUTIÈRE (1911 *a*, p. 409).
Staphylocystis COUTIÈRE (1911 *b*, p. 189).

Espèce type du genre :

Staphylocystis racemosus COUTIÈRE, 1911

Ellobiopsis racemosus COUTIÈRE (1911 *a*, p. 441).
Staphylocystis racemosus COUTIÈRE (1911 *b*, p. 189-192, fig. I, et pl. VIII fig. 1-6).

Type de l'espèce parasite externe de la crevette abyssale *Pasiphaea tarda* KRÖYER, station 1038, chalut par 3.310 m. Campagne de la *Princesse-Alice*, N.-E. de l'Islande.

HOTES. — COUTIÈRE n'a eu à sa disposition qu'un seul exemplaire de cette forme, qui était fixé sous la face ventrale de l'abdomen de l'hôte, au niveau du troisième pléonite. C'est aussi dans cette situation que BATE (1888) a observé le parasite de sa *Pasiphaea cristata* des Fidji.

L'habitus des deux parasites est d'ailleurs identique. COUTIÈRE les identifie spécifiquement.

MORPHOLOGIE. — L'organisme est constitué par une cinquantaine

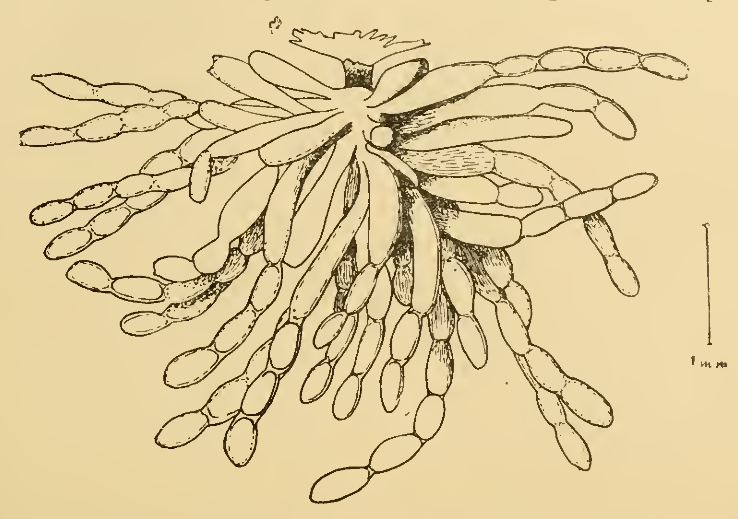


FIG. CXLVIII. *im.* COUTIÈRE (1911). *Staphylocystis racemosus* COUT. fixé sous l'abdomen de *Pasiphœa tarda.*

de tubes, qui s'insèrent par une extrémité atténuée, sur une tige commune. Celle-ci est creuse, perfore le tégument de l'hôte et se termine en cône mousse, dans le tissu conjonctif sous-jacent. A la base de sa portion externe, la tige porte un anneau pigmenté[1].

Les tubes sont, à une certaine distance de leur base, transformés en chapelets par des constrictions annulaires auxquelles correspondent des cloisons transversales. L'extrémité de ces chapelets, qui ont de 1 à 8 articles, porte très souvent la trace d'un

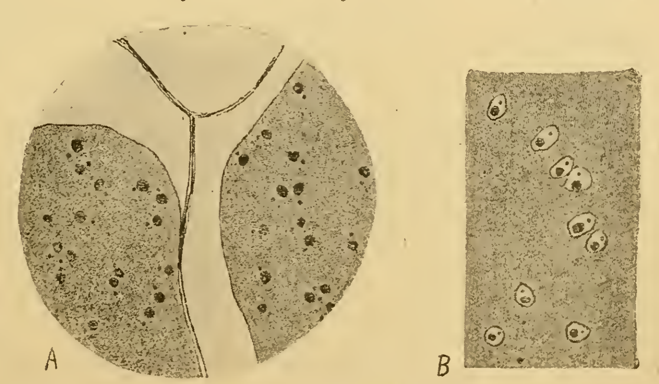


FIG. CXLIX. *im.* COUTIÈRE (1911). *Staphylocystis racemosus* COUT. Détails des figures nucléaires. En *b*, « systèmes binaires » constituant des noyaux bien individualisés ($\times$ 350).

1. Quelque chose de comparable, sans doute à la zone pigmentée qui se trouve à la base de la plupart des Laboulbéniacées.

article détaché. Les cloisons sont d'autant plus épaisses que l'article est plus distal.

Structure. — La structure cytologique varie aussi, suivant la place des articles dans le chapelet. Mais il convient, avant de la décrire, de rappeler que le matériel n'a subi qu'une simple fixation à l'alcool.

Le cytoplasme, très homogène, dans les articles basilaires, se vacuolise de plus en plus vers l'extrémité libre. Il y a, chez *Staphylocystis*, des noyaux plus ou moins différenciés qui consistent en « systèmes binaires » comprenant deux grains de volume inégal. Dans la région proximale de l'article basilaire, « le plus petit de ces grains n'est pas visible », le plus grand mesure moins d'un μ. Leur volume augmente, au fur et à mesure que l'on approche de l'extrémité distale de l'article. Dans les articles terminaux, ils peuvent mesurer 2 μ 5 et 0 μ 5. Suivant l'article considéré, — et peut-être la fixation — ces grains sont situés à même le cytoplasme, ou, au contraire, contenus dans une vésicule à membrane propre qui constitue, avec eux, un véritable noyau. Dans certains cas, il y a, dans la vacuole, un groupe de grains irréguliers, au lieu des deux grains inégaux. Coutière, s'inspirant des figures que Bott (**1907**) a données, du noyau de *Pelomyxa palustris*, incline, avec raison semble-t-il, à considérer le plus gros comme un caryosome et le plus petit comme un centrosome intranucléaire.

Genre **ELLOBIOCYSTIS** Coutière **1911**

Ellobiopsis Coutière (**1911** *a*, p. 410).
Ellobiocystis Coutière (**1911** *b*, p. 192).

Coutière distingue, dans ce genre, 7 espèces parasites ou commensales de *Crevettes* bathypélagiques : *Hoplophoridae* et *Pasiphaeidae* « et peut-être des *Mysidae* et des *Sergestidae* » qu'il avait, primitivement, rangées toutes dans son *Ellobiopsis caridarum*. C'est cette forme, la mieux étudiée, d'ailleurs, qui reste le type du genre.

Ellobiocystis caridarum Coutière **1911**

Ellobiopsis caridarum Coutière, (**1911** *a*, *pro parte*. p. 410).
Ellobiocystis caridarum Coutière (**1911** *b*, p. 193-200, fig. II, III, IV, et pl. VIII, fig. 21-36-38).

Type de l'espèce non désigné. Ce sont : les Crevettes : *Systellaspis debilis* A. M. Edw, *Acantephrya purpurea* A. M. Edw, *A. pulchra* A. M. Edw, pêchées par la *Princesse-Alice*, en **1909** [1].

1. Voir la liste des stations dans le mémoire de Coutière.

Chez l'une de ces Crevettes, *A. purpurea*, COUTIÈRE a trouvé mélangées à *E. caridarum*, sur les pièces buccales, des parasites dont il fait les espèces suivantes : *E. villosus*, *E. tuberosus* (p. 393), *E. filicollis* et *E. catenatus* (p. 394).

MORPHOLOGIE. — Le parasite est localisé aux pièces buccales. C'est un corps de forme très variable : tantôt ovoïde, tantôt claviforme, tantôt lagéniforme, tantôt cylindrique et grêle, parfois, courbé en crosse, et qui s'insère sur la cuticule de l'hôte sans la pénétrer, ni l'altérer, par un pied d'apparence anhiste que l'auteur compare, bien justement, à celui des *Amœbidium*. La longueur de ces individus varie de 50 μ à 1 mm.

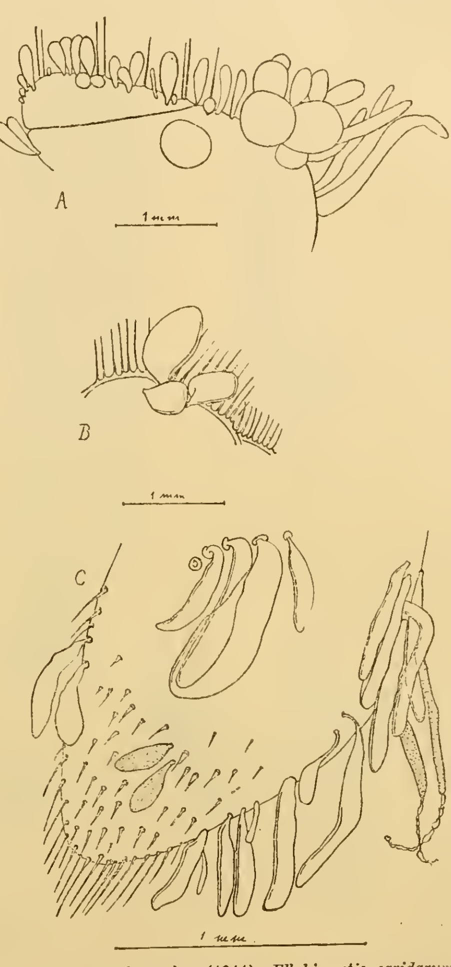


FIG. CL. *im.* COUTIÈRE (1911). *Ellobiocystis caridarum* COUT; A et E, sur les appendices d'*Acantephyra purpurea*; B, sur *Acantephyra pulchra*. Le pointillé nucléaire est représenté dans quatre des individus de la figure C.

STRUCTURE. — Au point de vue de la structure du contenu, COUTIÈRE fait, de ces parasites, plusieurs catégories :

a) Les individus vides. Ils sont très nombreux. Leur membrane reste rigide comme une coque, sans perforation aucune ;

b) Les individus renfermant un kyste. COUTIÈRE ne paraît pas très convaincu lui-même que ce soit là le nom qui convienne aux corps énigmatiques contenus dans la coque vide (fig. CLI A) ;

c) les individus remplis de plasmode. Le cytoplasme dense comme chez *Staphylocystis* est parsemé, ici aussi, de « systèmes binaires », formés d'une grosse et d'une petite masse chromatiques, de dimensions plus élevées ; de 5 à 8 μ pour la grande et de 1 μ 5 à 2 μ pour la petite (contre 2 μ 5 et 0 μ 5 chez *Staphylocystis*.) Elles sont fréquemment associées dans un espace clair ;

d) Les individus sporulés. Dans ces individus, les « systèmes binaires » semblent s'individualiser et s'envelopper, avec le cytoplasme qui les entoure, d'une membrane propre. La sporulation se ferait tout d'une masse et sans reliquat. On trouve des individus dans lesquels il

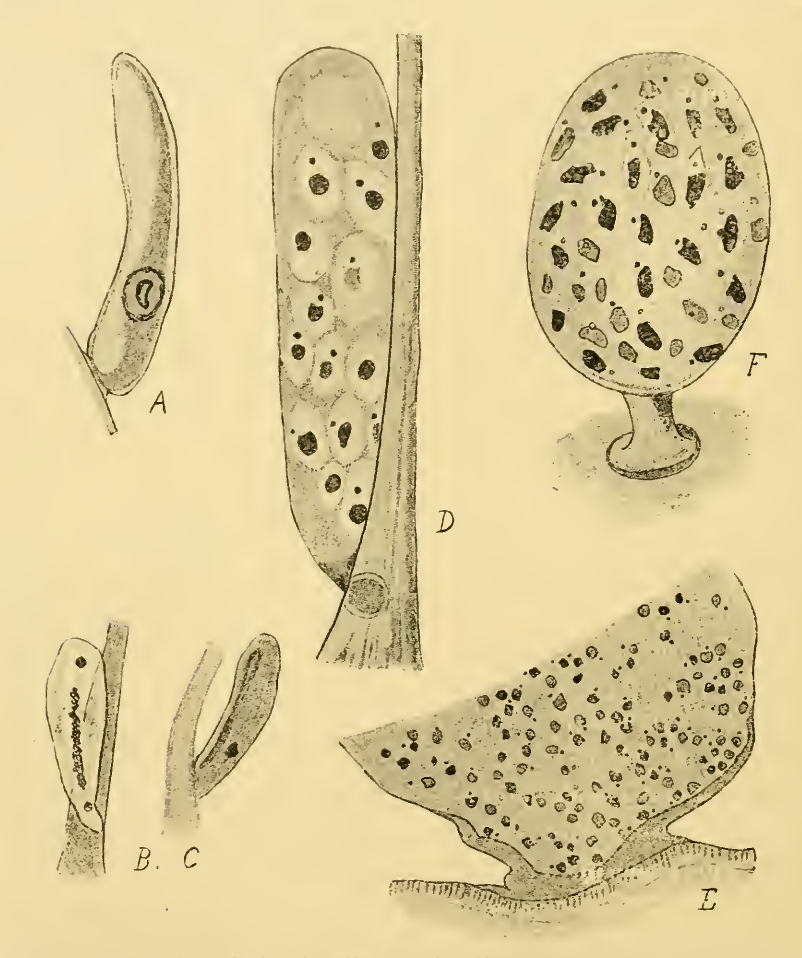


FIG. CLI. *im.* COUTIÈRE (**1911**). *Ellobiocystis caridarum.* A, individu avec kyste (?) ; B, C, très jeunes individus (spores fixées ?) en voie de division ; D, individu sporulé fixé sur une épine (× 350) ; E, coupe d'un individu montrant les « systèmes binaires » (× 220) ; F, *E. filicollis.* Petit individu coloré *in toto* (× 350).

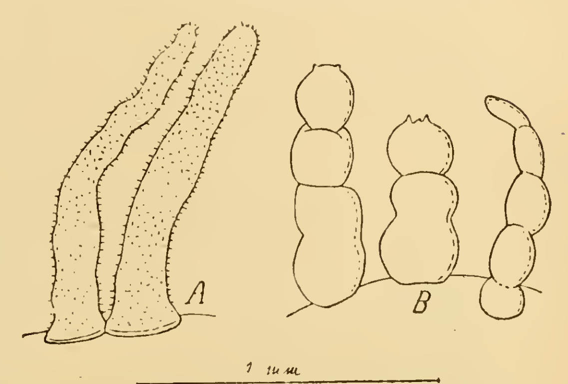
ne reste plus que quelques spores. Celles-ci mesurent de 30 à 40 μ ;

e) Les individus très jeunes ont ces dimensions et paraissent donc dériver immédiatement des spores. Ils sont claviformes, uninucléés au début. Ils offrent des figures de division du système nucléaire où l'on voit les deux petites masses déjà séparées et éloignées et la grosse en voie d'étirement.

Ellobiocystis villosus Coutière 1911

Ellobiopsis caridarum forme γ Coutière (1911 *a* p. 410).
Ellobiocystis villosus Coutière (1911 *b*, p. 200, fig. v A).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acanthephyra purpurea* A. M. Edw, St. 2994, *Princesse-Alice*. Deux individus localisés sur la lacinie des maxillipèdes I, caractérisés par leur base très élargie et leur revêtement de courts poils mous. Structure d'*E. caridarum.*



La figure 18 de la planche VIII, de Coutière qui représente un individu d'*E. caridarum* dont la moitié inférieure, seule, porte des poils semblables à ceux d'*E. villosus* peut suggérer quelques doutes sur l'autonomie spécifique de ce dernier.

Ellobiocystis tuberosus Coutière 1911

Ellobiopsis caridarum forme *n* Coutière (1911 *a*, p. 410).
Ellobiocystis tuberosus Coutière (1911 *b*, p. 200, fig. v B.).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acanthephyra purpurea* A. M. Edw, St. 2994, *Princesse-Alice*. Trois individus, sur la lacinie des maxillipèdes I, caractérisés par leur aspect moniliforme : 3 à 5 articles qui mesurent 250 à 300 μ.

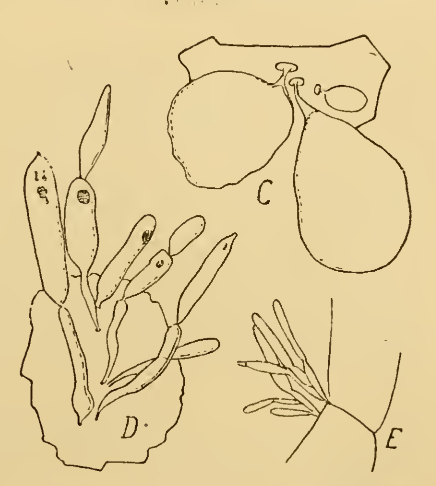


Fig. clii. *im.* Coutière (1911); *a*, *Ellobiocystis villosus* Cout.; *b*, *E tuberosus* Cout.; *c*, *E. filicollis* Cout.; *d*, *E. catenatus* Cout., sur les appendices d'*Acantephyra purpurea* ; *e*, *E. tenuis* Cout. sur *Pasiphœa sivado.*

Coutière n'a pu voir si des cloisons correspondaient aux constrictions. Il est fort probable qu'il en est ainsi au moins vers le pôle distal, car celui-ci porte, chez deux individus, les traces d'articles détachés. Par sa structure articulée, cette forme rappelle *Staphylocystis.* Il y aurait lieu de rechercher s'il n'y a point perforation du tégument au point d'attache. Structure inconnue parce que fixation défectueuse.

Ellobiocystis filicollis Coutière 1911

Ellobiopsis caridarum forme B Coutière (**1911** *a*, p. 410).
Ellobiocystis filicollis Coutière (**1911** *b*, p. 201, fig. vi A, et pl. VIII, fig. 37).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acantephyra purpurea* A. M. Edw. St. 2994. *Princesse-Alice.*

Cinq exemplaires, sur le lobe et la lacinie inférieure des maxilles. Forme globuleuse à pédicule très rétréci, fixé par un large disque. Taille maxima : 600 μ. Structure d'*E. caridarum.*

Ellobiocystis catenatus Coutière 1911

Ellobiopsis caridarum forme ε *pro parte* Coutière (**1911** *a*, p. 410).
Ellobiocystis catenatus Coutière (**1911** *b*, p. 201, fig. vi B).

Type de l'espèce parasite externe d'*Acantephyra purpurea* A. M. Edw. St. 2994. *Princesse-Alice.*

Exopodite du 2e maxillipède et lacinies de la maxille. Deux ou trois articles allongés séparés par des isthmes très étroits.

Ellobiocystis tenuis Coutière 1911

Ellobiopsis caridarum, forme ε *pro parte* Coutière (**1911** *a*, p. 410).
Ellobiocystis tenuis Coutière (**1911** *b*, p. 202, fig. vi C, et pl. VIII fig. 39)

Type de l'espèce parasite externe de *Pasiphaea sivado* Risso. St. 1038. *Princesse-Alice.*

Rencontré chez la moitié des hôtes examinés, sur l'article proximal du 2e et 3e maxillipèdes, et fréquemment associé à *E. caridarum.* Tubes grêles de 1 mm. de longueur à deux articles et pédicule court.

Ellobiocystis mysidarum Coutière 1911

Ellobiocystis mysidarum Coutière (**1911** *b*, p. 203, pl. VIII, fig. 7-10).

Type de l'espèce parasite externe d'*Antarctomysis maxima* H. J. Hansen. Expédition antarctique française du *Pourquoi-Pas* ?

Sur la concavité des maxilles. Corps claviformes brièvement pédiculés de 150 à 200 μ.

Ellobiocystis sp.

parasite externe de *Sergestes* sp. St. 2912. Campagne de la *Princesse-Alice.*

Fixé sur les soies plumeuses des 4e et 5e péreiopodes, rappelant,

par leur forme et leur situation, des lentes de Pediculides et mesurant 40 μ sur 30 μ. Structure semblable à celle des trois jeunes individus d'*E. caridarum*. COUTIÈRE (**1911** *b*), p. 203.

Genre **PARALLOBIOPSIS** B. COLLIN **1913**

Parallobiopsis B. COLLIN (**1913**, p. 1332).

Espèce type du genre :

Parallobiopsis Coutieri B. COLLIN **1913**

Parallobiopsis Coutieri B. COLLIN (**1913**, p. 1332-1334, fig. I-VI).

Type de l'espèce, parasite sur les pléopodes, les branchies et les replis thoraciques de *Nebalia bipes* (O. FABR.), à Cette.

Résumons d'après l'étude, d'ailleurs brève, de COLLIN :

MORPHOLOGIE. — Le parasite jeune, mesurant 5 μ et plus, est un corps sphérique, puis ellipsoïdal, fixé à l'hôte par une large ventouse cuticulaire, striée à la périphérie.

D'une manière très précoce, il se scinde normalement à son axe, en deux articles. Le nombre des articles augmente au fur et à mesure que le parasite s'accroît. Leur zone de multiplication se trouve au contact de l'article proximal. Les articles jeunes, très aplatis, forment là un « méristème ». COLLIN ne dit pas, mais il est permis de penser, que ces articles procèdent de cloisonnements successifs de l'article proximal. Ces articles augmentent de taille, de la région distale vers la région proximale. Le terminal est renflé en dôme ; il est souvent suivi d'une loge vide et fripée, vestige d'un article qui a sporulé.

STRUCTURE. — Dans l'article basal se trouve une couronne de gros noyaux à structure granuleuse massive, et, en plus, parsemés dans le cytoplasme, de très petits noyaux mesurant 1 μ. COLLIN considère les premiers comme des noyaux trophiques (*macronuclei*), les autres comme des noyaux germinatifs (*micronuclei*).

Ces derniers seuls existent dans les autres articles. Dans les terminaux, on les voit accrus, allongés et rangés à la périphérie du corps. Ils mesurent alors 3 μ 5 sur 1 μ. Ils s'accompagnent chacun, du côté du pôle externe, d'un granule centriolaire, extranucléaire, d'abord simple, puis double. L'un de ces diplosomes se prolonge, le long du noyau, par une

baguette très colorable (axostyle). Ce sont là les noyaux des futurs germes encore inconnus.

Collin pense que ceux-ci pourraient être biflagellés.

L'auteur insiste sur les caractères suivants du parasite des Nébalies, qui sont nouveaux chez les *Ellobiopsidae* : le dualisme chromatique « plus ou moins comparable à celui des infusoires ciliés », la localisation très précise de la zone d'accroissement (méristème), l'ordre des noyaux en couche périphérique, avant la sporulation.

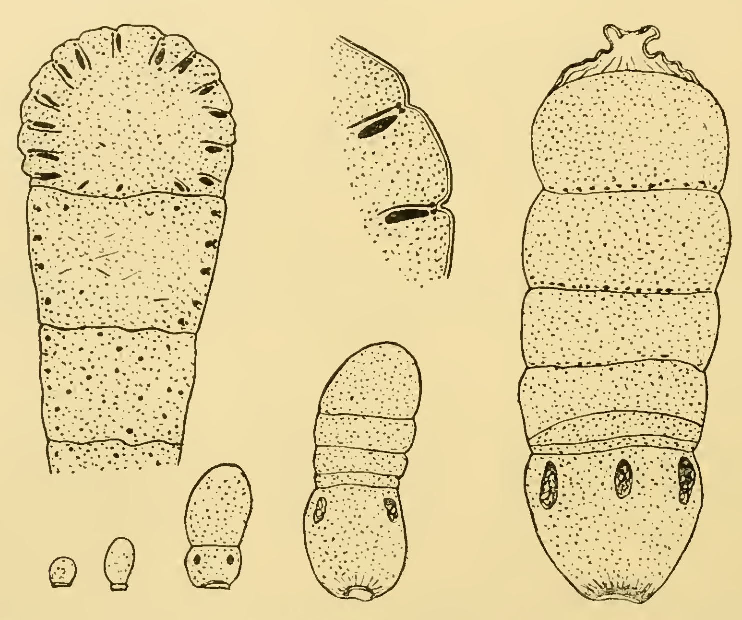


Fig. clii *bis. im.* B. Collin (1913). *Parallobiopsis Coutieri.* Différents stades du développement. Structure des articles.

A ces remarques nous ajouterons les réflexions suivantes :

1° L'analogie des noyaux trophiques ou macronucléis de l'article proximal avec ceux de l'« article céphalique » de *Neresheimeria* fournit un argument contre l'attribution de cet article à l'hôte et non au parasite, que nous suggérons plus haut (p. 374). La question reste pendante.

2° L'analogie de la baguette chromatique (axostyle ?) qui émane du diplosme et accompagne les noyaux dans l'article distal avec celle des « spores à rostre » issus des plasmodes parasites des *Paracalanus* renforce l'hypothèse que les éléments reproducteurs de *Parallobiopsis* sont des flagellispores.

Les Ellobiopsidae considérés dans leur ensemble

Sommaire

Saprophytisme et parasitisme. — Caullery ne s'arrête point à douter qu'*Ellobiopsis* soit un véritable parasite de *Calanus helgolandicus* et les raisons qu'il en donne font partager sa conviction : pénétration de la tige fixatrice dans la cavité de l'appendice, absence de pigment assimilateur, analogies avec les *Oodinium*. J'ai moi-même développé des arguments de cet ordre en faveur de l'hypothèse d'une nutrition parasitaire de ceux-ci aux dépens de leurs hôtes. J'ai fait remarquer que les *Oodinium* qui vivent sur des organismes pélagiques, par conséquent *en pleine eau*, ne peuvent trouver dans celle-ci les matières organiques nécessaires à une existence saprophytique. L'argument vaut aussi pour *Ellobiopsis*. Il a beaucoup moins de poids, par contre, pour ce qui est des parasites des décapodes abyssaux et des Nébalies.

Les conditions dans lesquelles les premiers sont pêchés nous renseignent peu sur leur mode de vie dans la zone bathyale. Cependant, le fait que les *Pasiphœa*, les *Acantephyra* se prennent dans le chalut, tend à prouver qu'ils sont au moins autant nectoniques que pélagiques. Et il faut, dès lors, tenir compte dans l'éthologie de leurs parasites d'un saprophytisme possible. Possible pour *Staphylocystis* qui, bien que perforant, se localise, autant qu'on en peut juger d'après les deux seuls exemplaires connus, sur le ventre de l'hôte, probable et presque certain pour les *Ellobiocystis* à cause de leur localisation très stricte sur les pièces buccales du crustacé « toujours à proximité de la bouche et le plus près possible de cet orifice ». En l'absence de tout organe d'absorption, dit Coutière, ils s'alimentent en saprophytes dans le milieu où ils se trouvent placés, grâce aux résidus alimentaires qui macèrent parmi les pièces buccales, débris de proie ou régurgitations de l'hôte. » (Coutière 1911 *b*, p. 192).

La localisation au voisinage de la bouche n'est pas la seule condition d'une nutrition saprophytique. *Ellobiopsis* se trouve, lui aussi, sur les pièces péribuccales des Calanides, mais il ne vit certainement pas de résidus alimentaires, que la perpétuelle natation du Copépode empêche

d'ailleurs de s'accumuler. Le seul fait de trouver des parasites bien développés à l'extrémité des antennules (j'en ai observé deux dans le matériel que m'a communiqué M. Caullery), démontre que la localisation dominante sur les pièces buccales n'est point ici en rapport avec la richesse du milieu extérieur en nutriments.

Il peut en être tout autrement chez les décapodes qui capturent des proies, les retiennent dans leurs pinces, se reposent pour les dépecer et avaler un à un, et rendre souvent, les ayant dégustés, les morceaux qu'ils en font. Et que, dans ce bouillon, toute une faune puisse trouver de quoi subsister, cela n'est pas douteux.

Du saprophytisme des *Ellobiocystis*, on peut d'ailleurs voir, avec Coutière, une bonne preuve, dans ce fait, que leur appareil fixateur a tous les caractères d'un organe purement adhésif. Cependant, la comparaison, très exacte au point de vue morphologique, de ce pied avec celui des *Amœbidium*, qui sont, je l'ai montré par l'expérience (**1906** *b* et *c*), de purs saprophytes, cette comparaison peut ne pas être justifiée au point de vue physiologique. Je n'en veux, pour preuve, que l'exemple d'*Oodinium fritillariae* dont le disque pédieux, certainement absorbant, n'est point perforant. Et, si l'on m'objecte que la cuticule d'une Fritillaire est si mince qu'elle permet l'absorption, je produirai le cas des Laboulbéniacées, particulièrement le cas des Laboulbéniacées non perforantes des insectes aériens qui ne peuvent se nourrir qu'aux dépens de l'hôte et qui, cependant, n'en altèrent point le tégument. Il n'y a rien d'impossible à ce qu'un parasite non perforant puisse emprunter une partie au moins de ses nutriments à son hôte, même à travers la cuticule épaisse, mais d'ailleurs toujours poreuse, d'un Arthropode.

Pour le parasite des Nébalies, nous admettrons, étant donné l'attraction qu'exercent sur ce Crustacé les matériaux organiques en décomposition (les Nébalies se prennent dans les nasses amorcées avec du poisson pourri), la probabilité d'une nutrition saprophytique, qui n'exclut, d'ailleurs pas celle d'une nutrition parasitaire.

Polarité génétique. — J'inclinerais à penser que, si les formes, telles qu'*Ellobiocystis caridarum*, *E. villosus*, *E. filicollis*, qui ne paraissent pas être génétiquement polarisées, peuvent bien n'être qu'exclusivement saprophytes, les formes segmentées, telles qu'*E. tuberosus*, *E. catenatus*, *E. tenuis*, et *Parallobiopsis Coutieri* tirent de l'hôte une partie au moins de leurs nutriments.

Entre le cas d'*Ellobiocystis caridarum*, espèce non perforante et non

polarisée, simple saprophyte phorétique, et le cas d'*Ellobiopsis* et de *Staphylocystis,* formes perforantes et polarisées, véritables parasites internes, on peut concevoir le cas de formes primitivement et actuellement encore saprophytes, chez lesquelles le pédoncule fixateur devient racine absorbante. Je ne serais pas étonné qu'*Ellobiocystis tuberosus, E. catenatus, E. tenuis* et *Parallobiopsis* en soient à ce stade de passage du phorétisme au parasitisme, déjà marqué par l'existence d'une polarité génétique.

Caullery n'a point constaté d'une manière objective, chez *Ellobiopsis,* la chute du segment distal et, quoiqu'il ait donné d'excellentes raisons d'y croire, il a naturellement conservé quelques doutes à cet égard.

J'ai déjà dit comment l'une des figures d'Apstein pouvait s'interpréter dans ce sens. Il me semble que l'exemple de *Staphylocystis* et d'*Ellobiocystis tuberosus,* où se voit, au pôle libre de l'article distal, la cicatricule du segment libéré, fournit un nouvel et sérieux appui à cette hypothèse en ce qui concerne *Ellobiopsis.* Chez *Parallobiopsis,* l'article distal, au lieu de se détacher, se vide de son contenu.

De cette constatation faite par Coutière que, chez *Staphylocystis,* les cloisons sont d'autant plus accusées qu'elles sont plus distales, des figures qu'il nous donne d'*E. tuberosus,* où l'on voit le segment proximal seulement étranglé en biscuit, tandis que les segments distaux sont déjà séparés les uns des autres, on tirera cette conclusion que la segmentation du corps s'effectue, ici, exactement comme chez *Apodinium, Haplozoon, Blastodinium,* par scissions répétées de l'article basilaire, dont la croissance est, en quelque sorte, indéfinie. Et il en est certainement de même chez *Parallobiopsis,* comme le prouve l'existence du « méristème » au contact même de l'article basal. Cet article est donc l'homologue du *trophocyte* des Péridiniens parasites et plus encore du *blastode* des Paradinides. Mous l'appellerons *trophomère* Quant au segment libéré, il est inutile d'insister sur les analogies qu'il présente avec les gonosphères de *Paradinium Poucheti* ou celles d'une *Neresheimeria.* Nous lui conserverons donc ce nom. Et nous pouvons qualifier de *palisporogenèse* le mode de reproduction des *Ellobiopsidae* polarisés, ceci sans même préjuger de l'évolution ultérieure du contenu des kystes libérés, ni de la nature des germes qui s'y développeront.

Au point de vue de leur habitus général, de leur mode de parasitisme, de leur morphologie externe, des premiers stades de leur reproduction, es *Ellobiopsidae* polarisés rappellent, de très près, des Péridiniens vrais

comme les *Apodinium*. Mais ce ne peut être là que pure convergence. Et, en fait, poursuivant la recherche des affinités, par l'étude des caractères plasmatiques, témoins plus fidèles des affinités, nous constatons qu'ils diffèrent d'une manière si considérable de ceux des Péridiniens stricts que, dès maintenant, nous pouvons affirmer qu'on ne peut considérer comme tels, les *Ellobiopsidae*. Mais nous ne pouvons nous en tenir, à cet égard, à une impression globale. La structure des *Ellobiopsidae* mérite qu'on s'arrête à l'examiner, non seulement du point de vue spécial qui vient de nous occuper, mais aussi du point de vue de la cytologie générale, point de vue dont CAULLERY et COUTIÈRE ont déjà fait ressortir tout l'intérêt.

NOYAUX OU CHROMIDIES CHEZ ELLOBIOPSIS. — Comme conclusions à l'étude cytologique qu'il a faite d'*Ellobiopsis*, CAULLERY s'exprime ainsi : « Comment faut-il interpréter les faits précédents ? A aucun des stades étudiés, on n'a vu de véritable noyau, ni sur le vivant, ni sur les matériaux fixés. L'appareil nucléaire ne peut être représenté que par les grains de chromatine décrits, situés directement au sein du cytoplasme ou dans des vacuoles sans paroi propre ; ces grains se multiplient et sont, finalement, en nombre énorme.

« Représentent-ils, dans leur ensemble, un noyau unique et diffus, ou bien, chacun d'eux est-il appelé, après que le parasite (ou tout au moins sa moitié distale), s'est détaché du Copépode, à devenir le noyau d'un germe, d'une flagellispore, par exemple. On ne peut, à ce sujet, faire que des suppositions. Quoi qu'il en soit, l'*Ellobiopsis* se présente à nous, dans les phases où j'ai pu l'observer, avec un appareil nucléaire d'un type absolument spécial, et la désignation qui lui conviendrait le mieux serait celle d'*appareil chromidial*. Si ces chromidies devaient devenir les noyaux des flagellispores, ce seraient des sporéties. L'origine de cet appareil chromidial serait à rechercher dans des stades tout à fait initiaux. »

La première partie de ces conclusions résume les faits ; la seconde les interprète, et celle-ci, seule me semble pouvoir prêter à discussion. Discussion toute de vocabulaire, dont le sujet se trouve condensé dans cette phrase : « la désignation qui lui conviendrait le mieux serait celle d'*appareil chromidial* ». Quelle idée ou quelle assimilation CAULLERY a-t-il voulu exprimer par ce vocable dont les acceptions sont si nombreuses qu'il ne s'en dégage plus, aujourd'hui, aucun sens immédiatement précis ? Il ne pouvait s'agir de l'acception originelle, la seule aujourd'hui exacte, du terme de *chromidies*, que RICHARD HERTWIG (1899) a créé pour désigner

les émissions nucléaires qui, chez les Héliozoaires, sont la conséquence de l'hypernutrition ou de l'inanition, produits en quelque sorte pathologiques, qui ne jouent aucun rôle dans la reproduction de l'être.

S'agit-il du sens dénaturé que HERTWIG (1902) lui-même, et SCHAUDINN (1903), ont attribué à ce même terme, en l'appliquant aux amas chromatiques coexistant avec le noyau, situés à son contact, et qu'ils considèrent comme issus de lui, amas desquels, chez les Foraminifères (*Polystomella*), les monothalames (*Arcella, Centropyxis, Chlamydophrys*), les Entamibes (*E. coli, E. histolytica*), surgiraient les noyaux des germes, tandis que le noyau primaire disparaîtrait ? Ce sont ces chromidies, dites caryogènes ou génératives, que GOLDSCHMIDT (1904) a proposé d'appeler sporeties.

En 1910, DANGEARD et CHATTON, indépendamment l'un de l'autre, ont discuté et critiqué, du point de vue de la cytologie des Rhizopodes, la conception des chromidies caryogènes, qu'ils tiennent comme la conséquence d'erreurs d'observations dues à la méconnaissance de parasites intracellulaires (Mastigamibes, GOLDSCHMIDT 1904), de stades d'épuration (Grégarines, SWARZEWSKY 1910, KUSCHAKEWITCH 1907), de divisions nucléaires, ou de formations mitochondriales. Je ne rééditerai pas ici ces critiques et me contenterai d'exprimer la satisfaction que j'ai eue, depuis quatre ans, à voir cette conception perdre le plus fort de son crédit, même auprès de ceux qui en furent un temps les protagonistes (HARTMANN 1911).

Quoi qu'il en soit, d'ailleurs, rien de semblable à cette dégénérescence d'un noyau primaire suivie de la résurrection de noyaux secondaires au sein d'un chromidium n'a été constaté chez *Ellobiopsis*. Il y a même, chez cet organisme, quelque chose qui s'oppose à ce que l'on considère comme sporeties les grains chromatiques, c'est que ces grains commencent par se multiplier, tout comme des noyaux, par bipartitions successives, tandis que le propre des chromidies génératives serait de diffuser de proche en proche dans le cytoplasme, sous une forme pulvérulente.

Déjà trop élargie, la compréhension du terme devait bientôt s'étendre sans limites. Il servit alors à désigner toute formation, qu'elle fût, ou non, d'essence nucléaire, qui, dans le cytoplasme, se colorait comme la chromatine, mais n'avait point figure habituelle de noyau (mitochondries, chondriome, ergastoplasme, centrosphères et centrosomes, réseau chromatique des Cyanophycées, noyau rameux ou fragmenté de certains Ciliés, etc.).

C'est sans doute cette dernière acception que CAULLERY donnait au terme de chromidies, en l'appliquant à l'appareil nucléaire d'*Ellobiopsis*, qui rappelle, par son extrême dissociation, celui des astomes des Céphalopodes, les *Opalinopsis* et les *Chromidina*, et dont l'interprétation reste, d'ailleurs, malgré de bons travaux (DOBELL 1909), des plus incertaines.

Il semble cependant que, chez *Ellobiopsis*, la structure nucléaire normale soit plus approchée que chez les *Opalinopsidae*. Il y a, au moins, à certains stades, des groupements de granules dans des aires plus ou moins limitées, qui ont, sans doute, une valeur nucléaire.

Dans chacun de ces groupements, j'ai pu voir, sur les préparations de M. CAULLERY, un granule de taille sensiblement constante, plus condensé et plus basophile que les autres, représentant peut-être un caryosome ou un centrosome.

L'absence de membrane nucléaire s'expliquerait par le fait que tous ces éléments sont, comme les noyaux des *Syndinium*, en multiplication active et continue.

STRUCTURE COMPARÉE D'ELLOBIOPSIS DE STAPHYLOCYSTIS ET D'ELLOBIOCYSTIS. — Mais la structure d'*Ellobiopsis* n'en reste pas moins des plus déconcertantes. Elle ne rappelle rien de ce que nous connaissons jusqu'ici chez les Péridiniens stricts ou les Paradinides. Elle est, à première vue, différente de celle que COUTIÈRE a mise en évidence chez les autres *Ellobiopsidae*, au moins aux stades avancés de leur développement. Cette restriction est nécessaire, car, aux stades initiaux, chez *Staphylocystis*, COUTIÈRE décrit une structure nucléaire dissociée, qui est comparable à celle d'*Ellobiopsis*. Et il voit, au cours du développement, cette structure passer progressivement à une structure nucléaire absolument normale. On saisit, dès maintenant, tout l'intérêt de cette constatation, qui nous fournit le seul lien qui, cytologiquement, unisse *Ellobiopsis* aux autres *Ellobiopsidae*, lien qui conserverait sa valeur, même si les recherches ultérieures montraient que l'état nucléaire parfait n'est jamais atteint chez *Ellobiopsis*. Rien, pour l'instant, ne nous autorise à penser qu'il en soit ainsi. Nous ne savons pas quel est l'âge des parasites les plus gros qui ont été observés sur les *Calanus*. Nous ne connaissons pas la durée de la maturation qu'ils ont à accomplir avant la sporulation dont nous n'avons entrevu aucun signe précurseur. Le gonomère détaché et enkysté mène peut-être une existence prolongée durant laquelle peuvent s'accomplir d'importants remaniements

nucléaires, aboutissant à une structure comparable à celle de *Staphylocystis.*

Les *Ellobiocystis* ont une structure nucléaire tout à fait comparable à celle des *Staphylocystis*, mais ils ne passent point par des stades de début à structure nucléaire dissociée. Les stades initiaux sont au contraire uninucléés. La multiplication nucléaire marche de pair avec la croissance. Le parasite sporule tout d'une masse, sans quitter l'hôte. Il n'y a ni phase de quiescence, ni polarité structurale, ni palisporogenèse. Cependant, *Staphylocystis* et *Ellobiocystis* ne semblent pas pouvoir être séparés. Ils ont une structure remarquablement semblable, caractérisée par les « systèmes binaires », qui n'existent pas chez *Ellobiopsis.*

LES « SYSTÈMES BINAIRES ». — Quelle est la valeur du « système binaire » chez *Ellobiocystis* et *Staphylocystis ?* Chez ce dernier genre COUTIÈRE incline à considérer le gros élément comme un caryosome, le petit comme un centrosome intranucléaire. les comparant à ceux que BOTT a décrit dans le noyau de *Pelomyxa palustris.* En fait les figures de BOTT et celles de COUTIÈRE sont superposables.

Mais pour *Ellobiocystis*, se basant sur la taille beaucoup plus élevée des éléments, COUTIÈRE, suivant d'ailleurs en cela une suggestion de DANGEARD, interprète tout différemment les choses : « Il est une seconde attribution probablement plus soutenable, qui consiste à comparer les deux masses du système aux macro et au micronucléus des Ciliés et des Acinétiers. Le *n* serait alors l'équivalent du grand caryosome de *Staphylocystis*, dont il a sensiblement les dimensions, et non plus du centrosome dont la taille est toujours très inférieure à celle de ces grains dans tous les cas connus. Ce centrosome manquerait chez *Ellobiocystis* (au moins en position extra-caryosomique) et, par contre le *N* de ce dernier genre ferait défaut chez *Staphylocystis.* Les deux systèmes nucléaires seraient construits sur un plan si différent : *Ellobiocystis :* N et *n*
Staphylocystis : *n* et centrosome
que la distance entre les deux genres serait bien plus grande qu'entre *Ellobiopsis* et *Staphylocystis* et qu'il pourrait s'agir de deux groupes d'organismes fort différents ». Je ne reproduis pas ici les réserves très justifiées que fait l'auteur sur cette manière de voir, relatives à l'importance qu'il convient d'accorder à de simples variations de taille. J'en ajouterai une concernant la taille comparée du centrosome, à laquelle COUTIÈRE assigne des limites beaucoup trop réduites.

Nous avons rencontré chez les *Blastodinium* des centrosomes mesurant

jusqu'à 8 μ. Dans les spermatocytes, et dans les œufs en segmentation d'*Ascaris megalocephala*, les centrosomes mesurent jusqu'à 3 et 5 μ de diamètre. La taille du gros élément d'*Ellobiocystis* ne défend pas de le considérer comme un centrosome.

Coutière remarque aussi fort exactement que chez aucun Cilié connu, parmi ceux qui se multiplient sous un kyste, il n'y a de stades plasmodiaux. Mais ce qui, à mon sens, domine tous ces arguments, c'est l'impossibilité de séparer cytologiquement *Ellobiocystis* de *Staphylocystis*. Et chez ce dernier l'association du gros élément avec le petit, sous une même membrane nucléaire, interdit absolument tout rapprochement avec les Hétérokaryotes. Ainsi, la seconde interprétation du « système binaire » me paraît inacceptable. La première a pour l'appuyer les exemples de Protistes où coexistent côte à côte dans le noyau caryosome et centrosome : l'Amoebien *Pelomyxa palustris* (Bott 1907), les Héliozoaires *Acanthocystis aculeata* (Schaudinn 1896 et Schaudinn-Keysselitz 1908) et *Wagnerella borealis* (Zuelzer 1909), la Coccidie *Adelea zonula* (Moroff 1907), la Schizogrégarine *Ophryocystis Caulleryi* (Léger 1907), la Myxosporidie *Myxobolus Pfeifferi* (Keysselitz 1908).

« Systèmes binaires » et dualisme nucléaire vrai. — La structure de *Parallobiopsis* éclaire d'une certaine lumière celle des autres *Ellobiopsidæ*. Elle offre en commun avec celle d'*Ellobiopsis* et de *Staphylocystis* l'extrême dissociation de l'appareil nucléaire dans le trophomère et son retour à une structure normale, au fur et à mesure de la maturation des gonomères.

Avec l'élément kinétique (diplosome + axostyle) qui l'accompagne, le noyau ne diffère à ce moment d'un « système binaire » de *Staphylocystis* ou d'*Ellobiocystis* que par la situation extranucléaire de cet élément. Le diplosome de *Parallobiopsis* permet de préciser la valeur centrosomienne du petit élément des systèmes binaires et la nature même de ceux-ci : complexe nucléo-centrosomien de la future flagellispore.

Parallobiopsis diffère par contre de tous les autres *Ellobiopsidae* par son dualisme nucléaire vrai : la différenciation des gros noyaux trophiques ne prenant aucune part à la reproduction et des petits noyaux générateurs passant dans les spores (gamètes). Il se rapproche par là d'une manière troublante des Hétérokaryotes. Il fournit le critérium de ce qu'il faut entendre proprement par dualisme nucléaire. Il interdit manifestement l'assimilation proposée du gros élément d'un « système

binaire » avec le macronucleus, et du petit élément avec le micronucleus d'un Cilié.

Déterminisme éthologique de la dissociation nucléaire initiale chez Ellobiopsis, Staphylocystis et Parallabiopsis. — Les raisons éthologiques qui nous ont déjà fait considérer la polarisation génétique comme une conséquence immédiate du mode de fixation et de parasitisme sur l'hôte, peuvent nous amener à concevoir qu'il tient aussi sous sa dépendance l'évolution nucléaire.

La spore uninucléée d'*Ellobiopsis* ou de *Staphylocystis* dès qu'elle a poussé à travers la cuticule de l'hôte son tronc absorbant, se trouve dans un état de déséquilibre trophique, du fait d'une nutrition très intense succédant tout à coup à une phase d'inanition, et même de déperdition (travail de perforation).

Il peut en résulter soit une croissance très rapide du noyau, suivie, la relation caryo-plasmatique étant rompue, d'une brusque pulvérisation qui aurait la signification d'une division multiple, soit une multiplication très active, qui aboutirait à la formation des minuscules noyaux. Je ne puis m'empêcher ici d'avouer une préférence pour la première hypothèse, qui trouve appui par ailleurs dans les nombreux cas de division multiple, connus depuis nombre d'années déjà, chez les Protistes, et dont le souvenir commence à renaître des brumes de la doctrine chromidiale.

Aux premières observations concernant ces phénomènes, sur des groupes variés de Protistes : Foraminifères : *Calcituba* Schaudinn (1895); Grégarines : *Selenidium* Caullery et Mesnil (1900) ; Radiolaires : *Thalassicolla* Brandt (1902-1905) sont venues s'en ajouter beaucoup d'autres que Hartmann (1909) a colligées dans un mémoire intitulé : « Polyenergide Kerne » qui est une renonciation tacite au dogme chromidial et un essai d'accommodement de ses restes.

La crise d'équilibre trophique qui chez *Staphylocystis* et *Ellobiopsis* sévit aux tous premiers stades du développement, n'existe pas ou n'est que très attenuée chez *Ellobiocystis*, chez ceux du moins dont la nutrition s'opère par la surface générale protégée du corps, d'une manière certainement plus ménagée que par le tronc absorbant. Chez ces organismes, les divisions nucléaires suivent, à partir du noyau de la spore, un cours normal, et le plasmode nourri d'une manière égale conserve une structure homogène et sporule en totalité. On conçoit de quel intérêt serait la connaissance de la structure des *Ellobiocystis* articulés.

Les *Ellobiocystis* nous apparaissent ainsi comme moins strictement

adaptés au parasitisme que les *Staphylocystis* et les *Ellobiopsis*, mais par leurs formes articulées, et probablement cytologiquement polarisés, ils montrent la première ébauche des caractères distinctifs de ces derniers. Ils sont à ceux-ci *mutatis mutandis*, ce que les *Oodinium* et les *Chytriodinium* sont aux *Apodinium*. Mais c'est uniquement à des caractères de convergence, dont quelques-uns très impressionnants, comme la structure du pédoncule chez *Ellobiopsis* et chez *Oodinium*, que ces organismes doivent leur ressemblance.

Ici, ici encore, seule la connaissance des spores permettra de dire s'il y a là simplement ressemblance ou parenté réelle.

Existence de spores. — Que des spores existent, ce n'est pas douteux. La taille des jeunes stades, chez *Ellobiopsis* et *Ellobiocystis* suffit à le prouver. Les figures que Coutière en donne chez ce dernier genre le démontrent aussi pleinement. Elles prouvent aussi que ces spores sont uninucléées, et permettent de penser avec quelque certitude qu'elles sont nues. Chez les *Amoebidiun*, qui rappellent, par leur habitus général et leur éthologie, mais point par leur cytologie, les *Ellobiocystis*, les spores se secrètent de très bonne heure une membrane, et laissent après leur libération autant de loges vides dans le tube.

La répartition des noyaux à la périphérie de l'article distal chez *Parallobiopsis* permet d'affirmer qu'il se produira là une dissociation en très petits éléments, l'existence d'un diplosome et d'un axostyle analogue à celui des « spores à rostre » permet de présumer qu'ils sont du type mastigophore.

Je ne me pardonnerais pas d'avoir écrit un aussi un long chapitre sur les *Ellobiopsidae*, que je n'ai pas moi-même étudiés, s'il m'avait été possible de suppléer à l'argumentation par l'observation. J'aurais vivement désiré me rendre au Loch-Fyne pour étudier les *Ellobiopsis*, ou tout au moins sur la mer du Nord, si j'avais été sûr de les y rencontrer. Quant aux *Staphylocystis* et aux *Ellobiocystis*, il faut attendre, avec Coutière, le jour où une série de hasards heureux procureront à l'observateur un hôte et des parasites dans un état propre à des investigations plus délicates et plus décisives.

J'ai cru intéressant, en attendant que ce « double miracle » se réalise, de tenter de coordonner ici des notions qui, bien que fragmentaires et en partie subjectives, ont pu nous faire faire un nouveau pas dans l'approche de la vérité.

DEUXIÈME PARTIE

GÉNÉRALITÉS

A. LE PARASITISME CHEZ LES PÉRIDINIENS
et les adaptations qu'il entraîne

Sommaire

I. Les divers modes et les degrés du parasitisme. Leur origine

Il existe dans les deux règnes des groupes entièrement constitués d'organismes parasites, organismes détachés depuis si longtemps du groupe libre qui fut leur souche, que les liens qui les unissaient à lui ne peuvent plus être décelés qu'avec peine, le plus souvent sans certitude.

Parmi les Protozoaires, tous les Sporozoaires (sensu lato) sont dans ce cas. Dans les autres classes : Rhizopodes, Flagellés, Ciliés, il existe un petit nombre de formes parasites, généralement peu modifiées, et que l'on classe sans grandes difficultés dans les différents ordres, ou même dans les différentes familles.

Mais dans aucun de ces groupes on ne trouve à partir des formes libres, une gradation dans les modes du parasitisme et dans les adaptations qui en sont la conséquence, aussi complète que chez le Dinoflagellés.

Nous savons déjà que les Péridiniens parasites peuvent occuper chez leurs hôtes les situations les plus variées. Parasites externes, intestinaux, cœlomiques et intracellulaires constituent la belle série œcologique, suivant laquelle nous avons, dans la première partie de ce travail, ordonné l'étude des genres et des espèces. Nous allons trouver une série non moins belle dans les modes du parasitisme.

Par modes du parasitisme nous entendons, non seulement, la situation des parasites dans l'hôte, mais encore et surtout la façon dont le parasite se nourrit aux dépens de ce dernier.

C'est à ce point de vue plus spécialement éthologique que nous allons nous placer ici.

Passage du phototrophisme primitif au chylotrophisme chez les parasites intestinaux. — S'il était démontré que les *Prorocentrum*, dont l'existence à l'état libre ne fait point de doute, sont vraiment capables de vivre dans l'intestin des Echinodermes, ils offriraient le premier degré dans l'adaptation au parasitisme.

Cette adaptation que ne trahit encore aucun caractère morphologique, ne se manifesterait chez eux que par l'aptitude à résister à l'action des sécrétions intestinales de l'hôte, qui est la condition première de l'établissement de tout parasite intestinal.

Les mêmes réflexions s'appliquent au *Gymnodinium* (*Oxyrrhis*) *parasiticum* (Poche) parasite de la cavité gastrovasculaire des Siphonophores.

Parmi les Péridiniens parasites avérés, ceux dont la nutrition offre avec celle des formes libres le plus d'analogies, ne sont pas, comme l'on pourrait s'y attendre, les parasites à siège externe. Ce sont des formes intestinales : *Schizodinium sparsum* et les formes pigmentées du genre *Blastodinium*.

D'abord, ce sont celles qui sont le moins directement en rapport avec l'hôte. Elles ne tirent rien immédiatement de sa substance, étant dépourvues d'organes d'absorption. Elles ne vivent que des matières dissoutes dans le chyle intestinal. De plus, elles ont conservé ce caractère très important de leur ancêtre libre : l'existence de pigment assimilateur, et les signes certains d'une nutrition phototrophe. Mais cette nutrition

phototrophe est devenue facultative, comme le démontre l'existence, dans une même espèce d'individus, et l'existence, dans un même individu, d'éléments pigmentés et d'éléments dépigmentés.

Certains *Blastodinium* comme *B. hyalinum*, ne sont jamais pigmentés ; leur nutrition est exclusivement parasitaire. Les *Blastodinium* nous font donc saisir sur le vif la substitution de ce dernier mode à la nutrition holophytique des formes primitives. Ils nous montrent qu'il ne faut pas exclure de l'ascendance des parasites incolores des formes libres pigmentées.

Association possible de l'histotrophisme au chylotrophisme chez les Haplozoon. — Les *Haplozoon* paraissent être à la fois des parasites chylotrophes et histotrophes. Le trophocyte puise, au moyen de ses rhizoïdes, dans l'épithélium intestinal ou même à travers lui. Mais l'accroissement notable de la masse des sporocytes au cours de la sporogenèse doit être attribuée soit à la diffusion des nutriments dans la lame cellulaire continue, qu'est le parasite, soit à une nutrition osmotique aux dépens du chyle. Il semble que le stade histotrophe ait été précédé ici d'un stade chylotrophe.

L'histotrophisme des ectoparasites. Le stade phototrophe hypothétique des Péridiniens stricts. — Les parasites externes, les *Oodinium*, *Apodinium*, *Parapodinium* et aussi les *Chytriodinium*, parmi les Péridiniens, *Ellobiopsis* et *Staphylocystis* parmi les *Ellobiopsidae*, ont atteint un degré de parasitisme certainement plus élevé que les intestinaux. Ce sont des parasites histotrophes, tous munis d'organes d'absorption, tous incolores. Ce n'est pas sans étapes qu'ils en sont arrivés là. Mais ces étapes, chez les Péridiniens stricts, font actuellement défaut. On peut se représenter un Péridinien libre, pigmenté, capable comme plusieurs que l'on connaît maintenant : *Gymnodinium rotundatum* Klebs (1912), *Tetradinium javanicum* Klebs (1912), *Stylodinium globosum* Klebs (1912), de fixation et de vie sédentaires, s'attachant aux Appendiculaires, menant d'abord sur elles une existence phorétique et purement phototrophe, la seule possible en milieu pélagique, puis transformant progressivement son organe fixateur, simple sécrétion mucilagineuse, en un tronc cytoplasmique absorbant et devenant de ce fait parasite histotrophe incolore. Mais il est possible que cette évolution se soit effectuée plus directement à partir d'une forme libre qui, comme les *Podolampas*, développait des pseudopodes devenus d'emblée des rhizoïdes au contact de l'hôte. Quoi qu'il en soit,

le phototrophisme de la souche de ces parasites paraît certain — au moins pour les *Chytriodinium* — dont la dinospore libérée présente encore des traces de pigment (Dogiel 1906).

Le stade saprotrophe actuel des Ellobiopsidae. — Chez les *Ellobiopsidae*, chez ceux au moins qui sont parasites d'organismes benthiques, la condition parasitaire histotrophe semble procéder directement d'un stade phorétique saprotrophe, stade dont l'existence dans l'ascendance des trois Péridiniens précédents paraît très improbable étant donnée la vie pélagique certainement très ancienne de leurs hôtes. Ce stade phorétique saprotrophe est représenté par les espèces des genres *Ellobiocystis* et *Parallobiopsis* qui sont dépourvues d'organes différenciés d'absorption, qui sont parasites d'organismes vivant sur le fond, et même comme les Nébalies, en milieu pollué, et qui sont de plus localisés sur la face ventrale, ou sur l'aire buccale de leurs hôtes.

Ce stade paraît d'ailleurs avoir été dépassé, chez les formes palisporogénétiques d'*Ellobiocystis* et chez *Parallobiopsis*, dont la polarité génétique peut être considérée comme une preuve de polarité trophique. Ces formes emprunteraient, par leur pied largement étalé sur l'hôte, une part de leurs nutriments à celui-ci.

Inversement, les *Staphylocystis*, parasites histotrophes, à tronc absorbant, ont pu conserver en partie leur nutrition saprophytique primitive.

Il est délicat d'essayer de reconstituer l'histoire d'*Ellobiopsis*. Il est possible, malgré l'existence pélagique du *Calanus finmarchicus*, que le stade phorétique saprotrophe ait pu exister ici grâce à une localisation du parasite, beaucoup plus étroite que l'actuelle, tout au voisinage de la bouche. On peut supposer ainsi que le parasite s'est établi sur le *Calanus* alors que celui-ci menait encore, à l'instar de tous les Copépodes primitifs, une existence benthique limicole ou phycicole. Mais on doit également se demander si chez *Ellobiopsis*, le stade histotrophe n'a pas été directement précédé, comme il semble que ce soit le cas pour les *Apodinium* et les *Oodinium*, d'un stade phorétique phototrophe qui, chez les autres *Ellobiopsidae*, se placerait avant le stade saprotrophe ? Autant de questions d'autant plus insolubles que nous ne savons rien actuellement de l'origine des *Ellobiopsidae*.

Le stade saprotrophe des *Ellobiopsidae*, dont l'existence ne paraît pas douteuse, est dans leur histoire ce que le stade chylotrophe est dans celle des *Haplozoon*, qui sont aussi actuellement, nous l'avons vu, des parasites histotrophes.

Le parasitisme histotrophe ou blastotrophe immédiat. Ses deux origines. — Le cas des *Chytriodinium*, chez lesquels le premier stade du développement serait, d'après Dogiel, intracellulaire, et dont le corps cytoplasmique est immédiatement au contact du cytoplasme de l'œuf parasité, à tel point que l'on ne sait où sont leurs limites, ce cas nous conduit directement à celui de *Trypanodinium* et en éclaire suffisamment l'histoire pour qu'il soit inutile d'y insister. Nous sommes arrivés ici au degré le plus évolué du parasitisme histotrophe : le parasitisme histotrophe ou cytotrophe immédiat.

Malgré l'analogie d'habitat et de nutrition qu'offrent *Trypanodinium* et *Duboscquella tintinnicola*, on ne peut guère, au point de vue de leur histoire, assimiler le cas du premier à celui du second. Alors que l'infestation des œufs par les Péridiniens implique de la part de ceux-ci une attaque de l'œuf, l'infestation du Tintinnide paraît être plutôt, originellement, tout au moins, le résultat de l'ingestion par l'Infusoire du Péridinien passif. Le cas de *Duboscquella tintinnicola* confinerait ainsi de très près à celui des Péridiniens intestinaux. Et l'analogie serait encore plus étroite s'il était établi que les taches de pigment jaunes vues par Laackmann (1906) dans les « sporocystes » de *Titinnopsis Campanula* sont bien du pigment xantho-chlorophyllien.

Nous n'abandonnerons pas les parasites intracellulaires, sans parler des *Neresheimeria*. Je rappelle l'hypothèse selon laquelle la région antérieure porteuse de rhizoïdes et l'étui avec ses rhizoïdes postérieurs, seraient propres à l'hôte, et représenteraient la plaque syncytiale du testicule, hypertrophiée. Le parasite serait représenté seulement par le plasmode articulé à noyaux ovoïdes nucléolés.

Ici, le blastotrophisme revêtirait un caractère spécial. La cellule infestée ne serait pas détruite. Au contraire, elle se développerait et parasiterait elle-même les tissus voisins : glandes génitales, estomac, et servirait ainsi d'intermédiaire entre le parasite et l'hôte, comme c'est le cas pour les *Myxocystis* des Annélides (Mrazek 1910) et les *Gastrocystidae* des Vertébrés (Chatton 1911, Gilruth 1912).

Le parasitisme cœlomique lymphotrophe. Ses deux origines possibles. — Le degré d'évolution atteint par les parasites intracellulaires l'a été aussi par les parasites cœlomiques. Les uns puisent à même le cytoplasme, les autres à même le milieu intérieur, vecteur de tous les nutriments, tous par leur surface entière. Comment a pu s'effectuer l'entrée des parasites cœlomiques dans la cavité générale de leurs hôtes ?

On ne peut guère supposer qu'elle se soit produite d'emblée, sans le secours de conditions favorisantes : l'existence d'un stade parasite externe, ou d'un stade parasite intestinal.

Dans le premier cas, le Péridinien, d'abord fixé sur la cuticule, l'aurait digérée comme fait un *Ellobiopsis*, et au lieu de se nourrir à travers l'orifice, y serait passé tout entier. Je rappelle à ce sujet la constatation que j'ai faite de spores de *Syndinium* parfaitement identifiées, fixées par un pédicule mucilagineux sur la cuticule d'un *Corycœus*. (fig. 147, pl. XV). Mais ce n'était peut-être là qu'un stade de repos. Il paraît plus vraisemblable d'admettre l'existence d'une forme intestinale passée secondairement dans la cavité générale. Je n'ai pas de raisons de considérer comme telle l'un des *Blastodinium* que nous connaissons, même parmi les incolores. Mais l'existence de ce stade intestinal est rendue très vraisemblable par les rapports étroits qu'affecte le parasite jeune avec la paroi digestive. Je ne voudrais cependant pas les donner comme preuve. Il faut toujours compter avec des cas inattendus et paradoxaux comme ceux de la Sacculine et des Ankylotosmes. La connaissance du mode d'infestation des Copépodes par les *Syndinium* et les *Paradinium* nous fixera sur ce point de leur histoire.

Le passage possible du parasitisme externe histotrophe, au parasitisme intestinal chylotrophe. — Il faut signaler ici comme l'exemple d'un passage possible du parasitisme externe au parasitisme intestinal, le cas d'*Apodinium mycetoïdes* qui, entraîné par le courant respiratoire dans le pharynx des Fritillaires, continue à y sporuler, et dont les spores sont évacuées indemnes par la voie intestinale, condition essentielle de l'adaptation du parasite au milieu digestif. Il est à remarquer que les éléments reproducteurs des *Ellobiopsidae* localisés sur l'aire péribuccale de leurs hôtes, doivent se trouver aussi fréquemment exposés à passer par le tube digestif.

Mais, en règle générale, les parasites intestinaux ne dérivent pas de parasites externes. Ce sont des formes libres ingérées qui s'adaptent aux conditions d'existence du milieu intestinal.

Le parasitisme des Péridiniens comparé a celui des autres Protistes. — Les différents modes de parasitisme que nous venons de passer en revue, sont plus ou moins répandus chez les Protozaires. Le parasitisme intestinal chylotrophe est la condition essentielle de tous les protistes de la faune intestinale, sessiles ou vagiles. Beaucoup plus rare est l'association à ce dernier du parasitisme histotrophe. Celui-ci semble

bien exister chez les Grégarines à suçoirs, chez celles au moins qui altèrent la cellule hôte, et chez de rares Coccidies extracellulaires (*Cryptosporidium muris*).

Les parasites coelomiques, toujours histotrophes ou lymphotrophes, sont nombreux dans tous les groupes, sauf chez les Rhizopodes : Hémoflagellés, Coccidies et Grégarines coelomiques, Ciliés astomes (*Anoplophrya branchiarum*).

Le mode le moins répandu chez les Protozoaires est celui que présentent nos parasites externes. On connaît beaucoup de formes phorétiques phototrophes, chez les Diatomées, les Phytoflagellés, et les Eugleniens. L'existence de formes phorétiques saprotrophes est moins fréquente. Ce sont pour la plupart des Protophytes : Oscillariées incolores, Bactériacées filamenteuses, Champignons. Parmi ceux-ci, et de position systématique d'ailleurs indécise, les *Amoebidium* présentent, avec les *Ellobiocystis* non articulés, une remarquable convergence morphologique et éthologique.

Rares sont les Protistes, et surtout les Protozoaires ectoparasites histotrophes ou blastotrophes. On les trouve à peu près exclusivement parmi les Chytridiacées. Nous avons déjà signalé la convergence qu'offrent les *Chytridium* et les *Chytriodinium.*

Les parasites intracellulaires, tous blastotrophes, sont très répandus chez les Sporozoaires. Ce sont : presque toutes les Coccidies et les groupes dérivés (Hemogrégarines, Hémosporidies et les Sarcosporidies), beaucoup de Grégarines, de Cnidosporidies, d'Haplosporidies, et parmi les Protophytes des Chytridinées, Mycetozoaires, levures, etc. Relevons l'analogie des stades végétatifs de *Duboscquella tintinnicola* avec ceux des Coccidies, et la convergence entre *Trypanodinium* et les Chytridinées du genre *Olpidium.* Chez les Flagellés le parasitisme intracellulaire n'existe que chez les *Leishmania.* Il fait entièrement défaut chez les Ciliés. Il se trouve cependant très approché dans le cas de *Cepedella,* Cepède et Poyarkoff (1909) astome intratissulaire.

On voit que tous les Péridiniens parasites sont des formes à nutrition osmotique. Nous ne connaissons actuellement aucune espèce parasite ou commensale, fixée ou mobile, qui se nourrisse par ingestion. Rien chez les Péridiniens qui corresponde aux Trichonymphines ou aux *Balantidium,* rien qui corresponde aux Choanoflagellés phorétiques, aux Trichodines, aux Péritriches fixés, ou aux Acinétiens.

Et cependant il existe, et particulièrmeent chez les Gymnodiniacées, des formes à nutrition animale Dangeard (1892). N'ont-elles pas fait

souche de parasites ou la vie parasitaire entraîne-t-elle toujours la substitution de la nutrition osmotique à la nutrition animale ?

Les caractères ancestraux et les caractères parasitaires

Maintenant que nous connaissons les divers modes et degrés du parasitisme, nous allons essayer de distinguer parmi les caractères des parasites ceux qui sont la conséquence de leur condition, de ceux qu'ils tiennent de leurs ancêtres libres.

Nous envisagerons successivement les caractères d'ordre morpho-

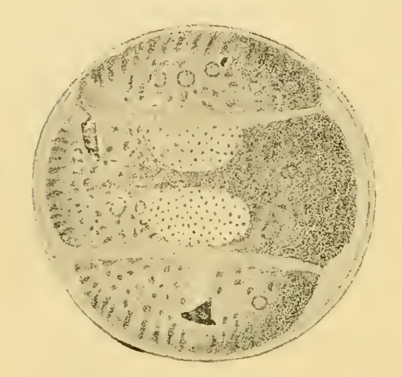




Fig. CLIII. *im.* Klebs (1912). *Hypnodinium sphæricum* Klebs, stades de la division. A comparer avec le trophocyte à sillons des *Blastodinium* (fig. 43), pour mettre en lumière la signification de ceux-ci.

logique, d'ordre cytologique, d'ordre physiologique et d'ordre génétique.

a) Caractères morphologiques.

Forme. — Il est difficile d'apprécier dans quelle mesure le parasitisme a modifié la forme générale des Péridiniens externes et des Péridiniens intestinaux (les *Haplozoon* exceptés).

Chez les *Oodinium* et les *Apodinium*, et même les *Chytriodinium*, les caractères péridiniens sont, aux stades végétatifs, complètement effacés. Mais on connaît actuellement plusieurs Péridiniens libres qui sont dans ce cas : *Diplodinium* (*Pyrocystis*) *lunula* Schütt en est le meilleur exemple. Klebs, dans son mémoire de **1912**, a fait une catégorie spéciale de ces Péridiniens, flottants ou fixés mais non parasites, « immobiles et sans sillons », catégorie qui comprend le *Pyrocystis noctiluca* Murray et les genres nouveaux, *Phytodinium* Klebs, *Stylodinium* Klebs et *Glœodinium* Klebs.

Ces formes ne montrent de sillons à aucun stade connu de leur évolution et leur nature péridinienne ne s'affirme que par leurs caractères cytologiques. Chez *Hypnodinium sphaericum*, les sillons n'apparaissent que d'une manière éphémère, au moment de la division :

La forme de ces Péridiniens libres n'est pas plus parfaite que celle des ectoparasites. Elle l'est moins que celle des *Blastodinium* du groupe *spinulosum*, chez lesquels les sillons sont toujours apparents.

Le galbe même des *Blastodinium* ne peut être considéré comme un caractère d'adaptation. La forme en fuseau incurvé se retrouve chez *Diplodinium lunula* Schütt, et chez *Cystodinium Steini* Klebs. Elle se retrouve dans les « kystes cornus » des Péridiniens d'eau douce.

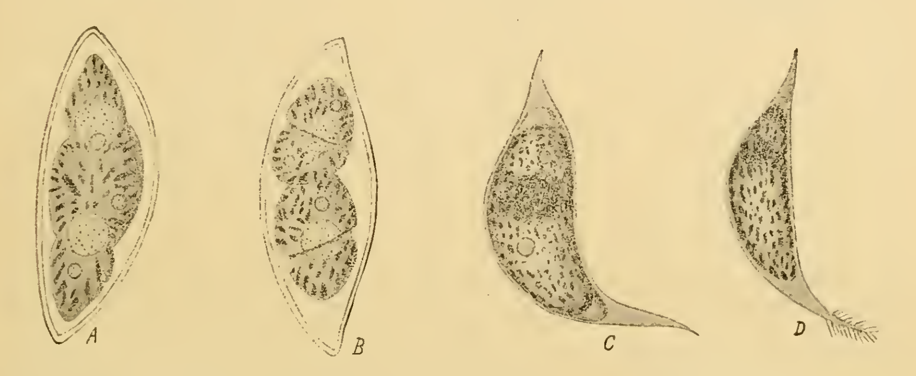


Fig. CLIV. *im.* Klebs (1912); *a* et *b* *Cystodinium bataviense* Klebs ; *c* et *d*, *C. Steini* Klebs montrant l'analogie de structure qu'ils offrent avec les *Blastodinium* (coque, spinules, sillons et état biénergide).

Cependant, si l'on considère les *Blastodinium* dans leur ensemble, on voit s'exercer sur eux l'action morphogène de l'hôte : c'est, par exemple, le redressement du galbe qui fait d'un *B. spinulosum* un *B. Pruvoti*, ou d'un *B. contortum*, un *B. hyalinum*. L'effacement plus ou moins complet des sillons et la disparition concomitante de la crête hélicoïdale chez les formes les plus évoluées du groupe *spinulosum* est aussi conséquence du parasitisme.

Chez les *Haplozoon* par contre, la régression de la forme péridinienne est poussée beaucoup plus loin, et son adaptation à la surface épithéliale très manifeste. Même dans les sporocytes, la forme péridinienne reste méconnaissable jusqu'à leur libération.

Les Péridiniens intracellulaires ont la forme sphérique ou ellipsoïdale normale chez les organismes de cette condition (Coccidies).

Chez les Péridiniens cœlomiques la régression morphologique est

poussée jusqu'à la disparition de toute forme définie, et cela indépendamment, semble-t-il, de leur état plasmodial. La forme subsphérique du plasmode encapsulé des *Syndinium* n'est pas la forme du parasite, mais celle du kyste de réaction de l'hôte.

Cuticule. Coque. — Sauf chez les parasites intracellulaires et les parasites cœlomiques, il existe une cuticule périplastique analogue à celle de tous les Gymnodiniens. Comme chez beaucoup de ceux-ci, surtout lorsqu'ils sont aux stades latents, cette cuticule se décolle et forme une coque : les coques des *Blastodinium*, des *Apodinium*, correspondent exactement aux « kystes » de *Diplodinium lunula* Schütt, de *Cystodinium Steini*, de *Gymnodinium rotundatum*, des *Glenodinium*, etc., etc. Chez les *Glenodinium*, les sillons sont marqués sur la coque. Ils le sont aussi, nous le savons, chez les *Blastodinium* par l'existence de la crête hélicoïdale des spinules qui a pour matrice la lèvre antérieure du sillon hélicoïdal. Parce qu'ils sont dirigés d'avant en arrière, on pourrait croire que ces spinules fonctionnent comme des retinacles servant à empêcher l'expulsion du parasite et qu'ils constituent par conséquent un caractère d'ordre adaptatif. Nous avons déjà fait justice de cette interprétation (p. 236). Au surplus, des productions cuticulaires tout à fait semblables existent chez *Cystodinium Steini* Klebs (1912), sur la pointe postérieure de la coque, où elles sont groupées en pinceau. Chez tous les autres Péridiniens parasites, la cuticule est lisse. Partout elle est continue.

Flagelles. — *Gymnodinium parasiticum* (Poche) est seul de tous les parasites, à avoir conservé ses flagelles à l'état végétatif. Partout ailleurs, ces organes ont disparu.

Les Péridiniens se comportent à cet égard autrement que les Euflagellés, chez lesquels le parasitisme, loin d'entraîner la disparition de l'appareil flagellaire, semble en provoquer le développement ; c'est chez les Trypanosomes, les Trypanoplasmes, les Trichomonas, la formation d'une membrane ondulante, chez les Polymastigines et les Trichonymphines la multiplicité des flagelles. La disparition de l'appareil flagellaire, même chez les formes libres, semble d'ailleurs beaucoup plus fréquente chez les Dinoflagellés que dans les autres groupes. Outre que chez les formes qui les possèdent normalement à l'état végétatif, les flagelles sont très caducs, il y a toute une série de Péridiniens qui paraissent n'en présenter jamais : ce sont toutes les formes que Klebs (1912) range dans sa nouvelle famille des *Phytodiniaceae*.

Appareils de fixation et d'absorption. — Ces appareils existent

chez tous les ectoparasites, saprotrophes ou histotrophes, et chez les *Haplozoon*. C'est en eux que nous relèverons les caractères adaptatifs

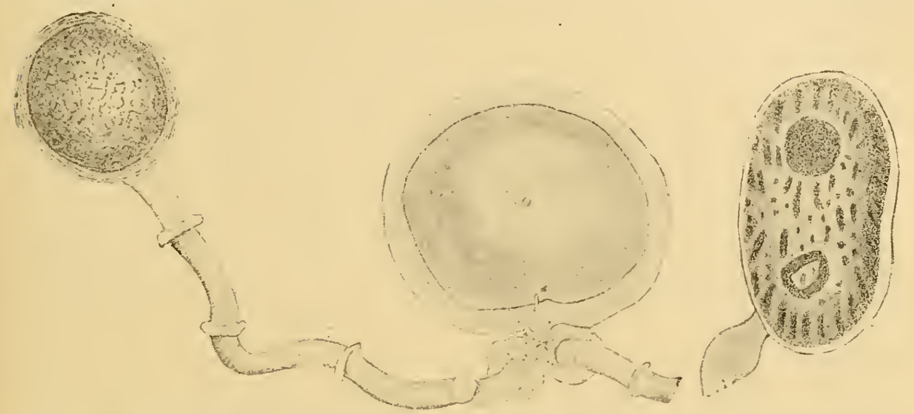
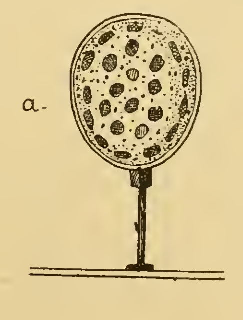


FIG. CLV. *im.* POUCHET (1885). *Diplopsalis lenticula* BERGH. L'individu dont il reste le test vide (*t*) a mué, s'est divisé et chacune des moitiés s'est enkystée (*k*) après avoir sécrété à partir du test un pédoncule mucilagineux à bracelets saillants (marquant sans doute différents temps de la secrétion). A comparer au pédoncule des *Apodinium*.

FIG. CLVI. *im.* KLEBS (1912). *Gymnodinium rotu datum* KLEBS. Individu au repos qui a sécrété une goutte de mucilage au moyen de laquelle il se fixe (× 570).

d'ordre morphologique les plus importants. Ce n'est pas que nous ne trouvions chez les formes libres l'ébauche d'appareils semblables. Je rappelle que POUCHET (1885) a vu *Peridinium divergens*, et *Diplopsalis lenticula* s'attacher à un substratum solide par un pied muqueux, qui peut s'accroître en une colonne ou un cordon très allongé (fig. CLV). Mais ce ne paraît être ici qu'un phénomène pathologique. Il en est peut-être de même du pied muqueux que sécrète *Gymnodinium rotundatum* KLEBS (1912). Par contre, le style de *Stylodinium globosum* KLEBS (1912) est certainement un organe normal, à structure assez différenciée et constante. Mais il ne semble pas que chez cette espèce, il soit encore autre chose qu'un produit de sécrétion. C'est en cela que s'en distinguent tous les appareils fixateurs des parasites, qui tous sont constitués par un ou plusieurs prolongements nus ou protégés du cytoplasme. Lorsqu'ils sont



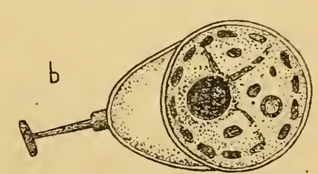


FIG. CLVII. *im.* KLEBS (1912). *Stylodinium globosum* KLEBS. Individus fixés sur des poils radicaux d'*Ajolla*; *b*, en muc. A comparer à *Parapodinium stylipes* CH. (fig. 35).

nus, ces prolongements sont rétractiles à la manière de pseudopodes (*Oodinium*, *Haplozoon*). Ces appareils ne se présentent d'ailleurs pas partout de la même façon : chez les *Apodinium*, l'axe cytoplasmique du pédoncule semble bien, autant qu'on en peut juger, d'une texture homogène; il se ramifie en deux ou trois rhizoïdes. Ailleurs, il en est autrement. Chez les *Oodinium*, le tronc est formé par la juxtaposition en faisceau d'un très grand nombre de fibrilles qui conservent leur individualité, cheminent côte à côte dans les troncs secondaires et tertiaires de l'arborisation et forment en se séparant, mais sans se ramifier, toutes les branches ultérieures jusqu'aux plus ténues. On sait que chez *O. fritillariæ* le disque adhésif dérive de l'arborisation des rhizoïdes par contraction des fibrilles.

Chez les *Haplozoon*, ce sont également des filaments non ramifiés surgissant côte à côte, mais non accolés qui constituent les rhizoïdes. Ceux-ci sont non seulement contractiles, mais parfois vibratiles comme des flagelles. Chez *H. obscurum* ils se prolongent dans le trophocyte et même dans le gonocyte par des racines filamenteuses. DOGIEL fait dériver toutes ces formations de pseudopodes comme ceux des *Podolampas*.

Ce sont là à vrai dire des pseudopodes si particuliers, que cette appellation ne leur convient guère. Je crois qu'on ne peut pas les assimiler aux pseudopodes réticulés, comme ceux des Foraminifères, constatés par SCHÜTT (1895) chez les *Podolampas*. Ils rappelleraient plutôt des flagelles, peu modifiés chez *Haplozoon*, beaucoup plus transformés chez les *Oodinium*. Mais leur nombre extrêmement élevé chez ces derniers permet-il semblable homologation ? Je croirais plutôt que nous sommes là, en présence d'organes néoformés comparables morphologiquement aux appendices préhenseurs des Acinétiens de la famille des *Ephelotidae* (voir B. COLLIN 1912), ou aux axopodes des Héliozoaires. Que chez les *Apodinium* au moins le pédoncule soit une néoformation, ce n'est guère douteux. Le cas de l'individu que représente la figure 26, pl. II, montre que le point d'insertion du pédoncule est au pôle du corps, tandis que l'insertion flagellaire est équatoriale. Il n'y a pas là d'assimilation possible entre flagelles et rhizoïdes.

CAULLERY (1911) a déjà insisté sur la structure identique du pédoncule d'*Ellobiopsis* et de celui des *Oodinium*. Il n'y a de différence que dans ce fait que, chez le premier, les fibrilles restent unies et tassées en un seul faisceau. On ne sait rien de la structure intime de l'appareil fixateur de *Staphylocystis*. Chez les autres *Ellobiopsidae*, le corps est simplement

fixé par un disque étalé sur le tegument de l'hôte et qui paraît anhiste, très semblable, par conséquent, à celui des *Amoebidium* et des *Eccrinides*.

Un appareil fixateur de tout autre ordre se trouve encore chez les *Haplozoon*. C'est le stylet : s'il n'y en a jamais qu'un fonctionnel, il peut s'en trouver d'autres semblables dans le cytoplasme du trophocyte (stylets de remplacement). La valeur morphologique de ces organites est difficile à établir. Nous ne savons rien de leur mode de formation ou de multiplication. Sont-ils comme semblent l'être les aiguillons fasciculés signalés par Schütt (1895) chez les *Podolampas* ou les trichites des dinospores syndiniennes, de simples produits de sécrétions ou bien des éléments de structure plus complexes, à reproduction autogénétique, comme les cnidocystes de *Polykrikus Schwartzi*, et les trichocystes de *Gymnodinium*. Ils ont la forme et la grande taille de ces derniers. Mais Dogiel n'a vu chez les *Haplozoon* aucun indice de cette évolution cyclique, autogénétique que les cnidocystes, et aussi les trichocystes — quoique à un degré de complexité moindre — effectuent chez les Péridiniens qui en sont armés (Chatton 1914).

On sait que les dinospores des *Syndinium* en sont souvent chargées. Le mécanisme par lequel un de ces stylets arrive à se mettre, chez les *Haplozoon*, au service de la fonction fixatrice, est totalement inconnu. La fixation au moyen de stylets est une adaptation qui se retrouve chez certains Ciliés parasites, astomes ou non : *Schultzellina mucronata* (Cepède 1910), *Maupasella nova* (Cepède 1910) et *Perikaryon cesticola* (Chatton (1911).

Morphologie des dinospores. — Les caractères péridiniens plus ou moins complètement effacés aux stades végétatifs réapparaissent dans les éléments de reproduction, où ils sont nettement exprimés, ce qui nous a fait désigner les spores mûres sous le nom de dinospores. Ces éléments sont encore inconnus chez les *Parapodinium*, les *Paulsenella*, les *Haplozoon*. Ils sont bien connus chez les autres péridiniens parasites.

Tous ces germes sont nus. Ce n'est pas là un caractère propre aux éléments de reproduction des formes parasites. Ceux des Péridiniens libres cuirassés qui se reproduisent par spores — si tant est que l'on puisse désigner ainsi les produits d'une, deux ou trois divisions successives du corps — (*Peridinium, Pyrophacus*, etc.) le sont aussi. De même ceux des Péridiniens à coque (*Diplodinium lunula, Cystodinium Steini*). Ceci montre qu'il ne faudrait nécessairement pas chercher les ancêtres des Péridiniens parasites parmi les Péridiniens nus.

Les dinospores des parasites appartiennent à deux types bien tranchés. Les unes ont un sillon hélicoïdal à pas très court, comme celui de la plupart des genres de Péridiniacées et les *Gymnodinium* proprement dits, les autres un sillon hélicoïdal à pas très long comme celui des *Spirodinium,* sillon qui peut même chez certaines spores de *Syndinium* se prolonger au delà d'un tour et entraîner la torsion du sillon longitudinal, comme chez les *Cochlodinium.* C'est aussi à ce dernier type que se rattachent les dinospores des *Atelodinium* et les spores à rostre, dont le sillon helicoïdal, quoique incomplet, est à pas très long. Ce type à sillon hélicoïdal incomplet se trouve chez les *Gymnodiniens* libres dans le genre *Hemidinium.* La dinospore des *Trypanodinium* est aussi du type hélicoïdal. Mais sa forme propre n'est à rapprocher d'aucun Péridinien libre connu.

Ainsi, rien dans la morphogielo des spores des Péridiniens parasites ne reflète la condition des stades végétatifs. Ceci est un nouvel exemple — et l'on en pourrait citer bien d'autres — à l'appui de cette idée émise par Léger et Duboscq (**1911**), que les éléments reproducteurs échappent aux déformations adaptatives et conservent le mieux la morphologie ancestrale. On peut voir dès maintenant que ce sont leurs caractères qui guideront le plus sûrement dans la recherche des affinités des parasites. Malheureusement, leur étude est difficile et celle que nous en avons faite est encore bien insuffisante pour plusieurs d'entr'eux, notamment pour les *Apodinium* et les divers *Blastodinium.*

La morphologie des spores des Paradinides nous donnera matière à une discussion des affinités et de la signification phylogénique de ces organismes qui trouvera sa place dans notre essai systématique.

b) Caractères cytologiques.

Structure monoénergide des formes libres. Exceptions. — Les Péridiniens libres sont des êtres essentiellement monoénergides. Les seuls exemples que l'on puisse trouver chez eux d'une structure polyénergide sont fournis d'abord par les espèces du genre *Polykrikos,* chez lesquelles, le corps renferme deux, quatre, ou huit noyaux correspondant à quatre ou huit individus soudés, munis chacun de ses deux sillons et de ses deux flagelles. Ce Péridinien polyzoïque se comporte comme un individu monozoïque et se reproduit par scissiparité simple, chaque moitié reconstituant ses parties manquantes.

Le second exemple de structure polyénergide est du même ordre. Il

nous est fourni par ces curieuses chaînes de *Gonyaulax series*, découvertes par KOFOÏD et RIGDEN 1912, dans lesquelles les individus au lieu d'être soudés par leurs cuirasses comme c'était le cas pour toutes les chaînes de Péridiniens, sont soudés par leur cytoplasme, de sorte que la chaîne est un plasmode continu, dans lequel il y a autant de noyaux que d'individus

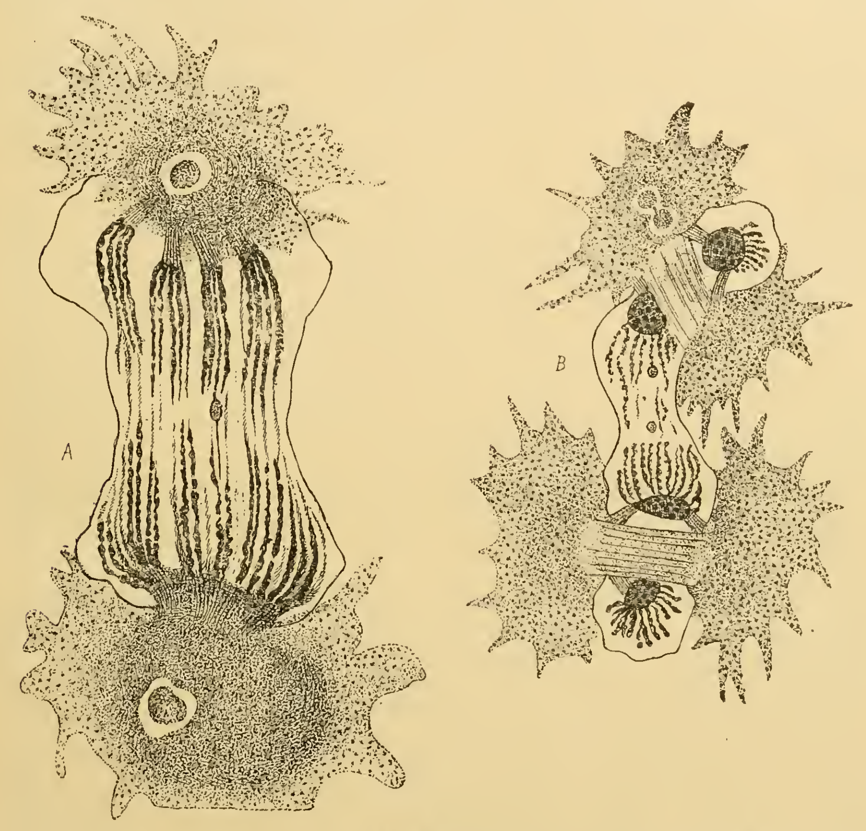


FIG. CLVIII. *im.* ISHIKAWA (1899). *Noctiluca miliaris.* Métaphase caryodiérétique au cours de la sporogenèse (A comparer aux figures des planches X-XI, représentant la caryodièrèse des *Blastodinium*). On remarquera dans la fig. B la succession rapide des divisions marquée par la scission précoce des centrosphères (Cf. fig. 74-77.)

constituants. Ces chaînes qui n'ont qu'une existence éphémère, permettent de concevoir comment s'est réalisée l'organisation polyzoïque permanente des *Polykrikos*. C'est à ce dernier stade que s'est arrêtée chez les formes libres la tendance à la structure polyénergide.

TENDANCE A LA STRUCTURE POLYÉNERGIDE CHEZ LES PARASITES. — L'existence parasitaire favorise l'établissement de la structure polyénergide. Chez la plupart des parasites, nous trouvons des stades polyé-

nergides plus ou moins durables, qui résultent de l'avance que prennent les divisions nucléaires sur les divisions cytoplasmiques, plus ou moins inhibées.

Chez les *Oodinium* qui sont, aux stades végétatifs, toujours monoénergides, la structure biénergide apparaît au cours des scissions sporogénétiques, du fait que la division cytoplasmique ne s'effectue pas en même temps que la division nucléaire. Mais cette structure est toute transitoire. Cette structure biénergide est absolument constante dans les sporocytes de *Schizodinium sparsum*, des *Apodinium* et des *Blastodinium*. Dans ces deux derniers genres, la forme végétative, le trophocyte, la possède aussi.

Le cas du trophocyte des *Blastodinium* est particulièrement intéressant, parce que la très longue durée de l'état biénergide prouve qu'il n'est pas dû seulement à un léger retard de la scission cytoplasmique, comme on pourrait le croire lorsqu'on est en présence de divisions sporogenétiques se succédant très rapidement, mais bien d'une véritable inhibition. Nous savons d'ailleurs que, dans ce cas, la caryodiérèse n'est même pas terminée, et qu'elle est figée en télophase.

Chez les *Haplozoon* les sporocytes sont constamment biénergides, fréquemment tetraénergides dans les files postérieures. Il y a là un état plasmodial transitoire.

Chez les Péridiniens coelomiques, la division cytoplasmique est complètement suspendue pendant toute la période végétative. L'état plasmodial est réalisé d'emblée et persiste jusqu'à la sporulation.

Il en est de même probablement chez *Trypanodinium*.

Les Paradinides ont tous une structure plasmodiale. Acquise dès les stades les plus précoces chez les plus évolués, *Atelodinium*, elle ne se réalise que plus tardivement et moins complètement chez *Paradinium Poucheti*. Elle est parfaite chez *Neresheimeria* et les *Ellobiopsidae*. Mais il faut faire de suite, de ces derniers, une catégorie à part, car il nous apparaîtra plus loin que, chez eux, l'état plasmodial n'a ni la même origine, ni la même signification que chez les Péridiniens stricts, les Paradinides et *Neresheimeria*.

Causes de l'inhibition des scissions cytoplasmiques, origine de la structure polyénergide. — La dystomie parasitaire. Il est manifeste que chez les Péridiniens stricts, l'état plasmodial est secondaire : il est beaucoup plus développé chez les formes parasites que chez les formes libres, et il l'est d'autant plus chez les premières que

leur parasitisme est plus accentué. Il atteint à un degré, qui n'est dépassé nulle part, chez les parasites lymphotrophes et les blastotrophes immédiats. Il est donc naturel de penser que chez les Péridiniens l'état plasmodial, et sa cause première, l'inhibition des scissions cytopasmiques, est la conséquence de l'hypernutrition parasitaire. Nous n'avons, en ce qui concerne les Péridiniens, aucune observation ou expérience qui vienne appuyer cette opinion. Mais on connaît des faits d'ordre très voisin, concernant d'autres organismes, plus faciles à manier que les Péridiniens.

Je rappellerai d'abord le résultat d'expériences que j'ai faites en 1906 sur *Amoebidium parasiticum*. Ces organismes qui sont normalement polyénergides à l'état végétatif ont des spores uninucléées Lorsqu'on les cultive avec les Cladocères qui les portent dans des milieux très chargés en matières organiques, les tubes s'accroissent bien au delà de la taille, à laquelle arrivés, les tubes normaux sporulent. De plus, la multiplication nucléaire a produit beaucoup plus de noyaux que ne le comporte la masse cytoplasmique du tube normal. Il en résultera que les spores, au lieu d'être uninucléées, contiendront jusqu'à quatre ou cinq noyaux. Il y a donc ici, d'une part, retard de la scission sporogénétique, d'autre part, inhibition des scissions qui eussent dû ramener les spores à l'état monoénergide normal.

Il faut rappeler surtout l'étude expérimentale de la croissance hypertrophique chez les Acinetiens, faite récemment par B. Collin (1911). On sait que chez la plupart des Acinetiens, et en particulier chez ceux sur lesquels Collin expérimentait, il n'y a pas de reproduction scissipare. Elle a été remplacée chez eux par le bourgeonnement d'embryons ciliés. Or, ce phénomène, quelque soit son degré de perfection par rapport à la simple scissiparité, est aussi sensible qu'elle à l'hypernutrition. Il est toujours plus ou moins complètement inhibé. Souvent, les bourgeons ne peuvent se libérer et, après avoir perdu leur ciliature, se développent sur place, toujours retenus au parent, avec lequel ils restent en continuité par un isthme cytoplasmique. Le macronucleus très hypertrophié se ramifie à l'infini, et l'on peut se demander si les branches ne représentent pas autant de bourgeons nucléaires non séparés de leur souche, mais qui, néanmoins, auraient évolué en formant chacun un des nombreux faisceaux de tentacules épars sur tout le corps. Celui-ci est aussi modifié par rapport à la forme type que l'est un plasmode de *Syndinium* par rapport à sa dinospore.

Enfin, comme phénomènes de même ordre, on peut encore citer la multiplication des noyaux non suivie de scissions cytoplasmiques dans les cellules parasitées qui servent de nourrice au parasite : cellules géantes, cellules pariétales de *Gastrocystis Robini*, leucocytes d'annélides hypertrophiés parasités par les *Myxocystis*, etc., ou dans certains phagocytes que leur rôle transforme en parasites de l'organisme auquel ils appartiennent : ostéoclastes destructeurs de cartilage. On pourrait grouper tous les faits de cet ordre sous le vocable : *dystomie parasitaire* ou plus généralement *dystomie hypertrophique*.

La structure polyénergide des Ellobiopsidae. Son origine particulière. — Chez les *Syndinium* et les *Paradinides*, et aussi chez les *Neresheimeria*, autant qu'on en peut juger d'après nos renseignements, la structure polyénergide s'acquiert par divisions nucléaires normales répétées, qui selon toute vraisemblance ne sont que la suite d'une première division du noyau de la spore, normale elle aussi. Il ne semble pas qu'il en soit ainsi chez les *Ellobiopsidae*. Chez eux, d'une manière générale, aux stades les plus jeunes du développement, l'appareil nucléaire est à un état de diffusion tel qu'on ne peut guère appliquer aux particules qui le constituent le nom de noyaux. Au cours du développement, ces particules augmentent de volume et s'organisent en noyaux, pas très différents de noyaux normaux et qui passent dans les spores. Il faut donc admettre qu'entre le moment de la libération des spores et les stades précoces de leur développement sur l'hôte, le noyau sporal subit une pulvérisation assez brusque que l'on ne peut guère attribuer à une série de divisions normales. Je pense que c'est cette pulvérisation qui est l'origine de l'état plasmodial ; les particules nucléaires ainsi produites s'accroissent dans la suite, peut-être même dans certains cas, sans se diviser. Nous aurons à rechercher quel peut-être le déterminisme de cette pulvérisation nucléaire, ce qui sera en même temps un essai d'interprétation de la structure si particulière des *Ellobiopsidae*.

Ceci nous amène à examiner les modifications que subit chez certains parasites le type nucléaire normal des Dinoflagellés, le *dinokaryon*.

Structure du noyau et caryodiérèse chez les formes libres. — La structure du noyau est chez les Péridiniens assez uniforme, et assez caractéristique du groupe, pour qu'on puisse la résumer en un type moyen : le *dinokaryon*.

A vrai dire, cette impression d'uniformité n'est pas celle qui résulte à première vue de la lecture des auteurs. Mais, à les analyser d'un peu près,

il apparaît sans difficulté que les divergences sont beaucoup plutôt d'ordre théorique que d'ordre objectif. Elles résultent aussi de ce que la série des transformations que subit le noyau au cours de la division n'a été suivie, et qu'elle ne l'a été que d'une manière incomplète — que chez très peu d'espèces.

L'historique détaillé de la cytologie des Péridiniens n'entre pas dans le cadre de ce mémoire. Je me contenterai d'exposer brièvement les conceptions que se sont faites les auteurs de la structure du noyau. On peut les grouper sous trois chefs principaux :

1° Structure filamenteuse. C'est celle que décrivent les premiers observateurs : ALLMANN (1855), POUCHET (1883, 1885), parce que c'est celle qui apparaît le plus souvent à l'examen in vivo des Péridiniens. SCHÜTT (1895), d'après ses observations sur les Péridiniens de la Plankton Expedition, et V. DOGIEL, (1906 *b*), d'après son étude in vivo de *Diplodinium lunula* et des *Chytriodinium*, la considèrent comme fondamentale. KLEBS (1912) reconnaît chez les Péridiniens d'eau douce deux types structuraux différents : le type filamenteux (*Cystodinium Steini*) et le type granuleux : (*Hypnodinium sphaericum*). Les noyaux du type filamenteux se composeraient d'une pelote ou d'un écheveau de filaments plus ou moins robustes, quelquefois tubuleux (SCHÜTT). Les auteurs divergent sur la question de savoir s'il s'agit de segments isolés ou d'un filament continu pelotonné. La disposition parallèle de ces filaments est très fréquente. Dans beaucoup de cas, ils paraissent striés transversalement, et se décomposer en microsomes (ALLMANN 1855, KLEBS 1912). Dans aucun, il ne sont anastomosés les uns avec les autres ; et c'est ceci qui distingue la conception du noyau à structure filamenteuse, de la conception du noyau à structure réticulée-alvéolaire.

2° Structure réticulée-alvéolaire :

Il est à remarquer que tous les auteurs (BÜTSCHLI 1886, LAUTERBORN 1895, BORGERT 1910, JOLLOS 1910) qui ont constaté la structure réticulée du noyau ont eu comme principal matériel d'études des espèces du genre *Ceratium*, chez lesquelles cette structure est indéniable dans le noyau au repos ; je l'ai moi-même observée chez les divers *Ceratium* du plankton de Banyuls, fixés au Bouin ou au Flemming et colorés au fer in toto. Les figures que j'ai observées sont tout à fait conformes à celles de LAUTERBORN, BORGERT et JOLLOS. Elles montrent un réticulum dense, à points nodaux renforcés, ou bien, ce qui revient au même, des microsomes unis entre eux, par des trabécules. Il est difficile de savoir si ces

images réticulaires du noyau des *Ceratium*, sont, comme le veut BÜTSCHLI, l'expression de cette structure alvéolaire qu'il pense retrouver dans toute matière vivante.

3° Structure granulaire ;

KLEBS 1912 a constaté que chez *Hypnodinium sphaericum*, la chromatine était représentée par une masse très finement granuleuse, à la phéripérie de laquelle se trouvent enclavés de gros nucléoles plus chromatiques que la masse elle-même, et creusés de vacuoles. Semblable structure chez *Cystodinium bataviense* (KLEBS 1912).

L'existence de nucléoles, mais beaucoup plus petits et généralement uniques, a été constatée chez certain un nombre de Péridiniens : chez les *Ceratium* marins et d'eau douce par BÜTSCHLI (1884), LAUTERBORN (1895), BORGERT (1910), JOLLOS (1910). Ce dernier auteur a observé aussi chez *Gymnodinium fucorum* un nucléole ou caryosome, au centre duquel il voit un grain sidérophile qui s'étire à la division et qui, au moment de la pousse des flagelles, fournirait à ceux-ci, par division, le blépharoplaste auquel il reste uni par un rhizoplaste. V. DOGIEL 1906, chez *Gymnodinium cœruleum*, KEYSSELITZ 1908, et SENN 1911, chez *Oxyrrhis marina* ont aussi observé des nucléoles.

Le noyau se compose donc d'une masse de chromatine, toujours très importante — KLEBS (1912) insiste sur ce caractère — qui se présente soit sous forme de grains très fins, séparés, soit sous forme de grains plus gros unis par des trabécules formant réseau, soit sous forme de grains alignés en files et qui, juxtaposés, constituent des filaments moniliformes ou d'apparence striée, soit enfin sous forme de filaments homogènes, disposés en pelote ou en écheveau. Il y a en plus un ou plusieurs nucléoles généralement basophiles. La membrane nucléaire est le plus souvent peu marquée.

Il est à remarquer que les descriptions des auteurs n'ont pas été faites sur des noyaux tous au même stade de leur évolution. Alors que LAUTERBORN, BORGERT, JOLLOS, SENN ont très bien fait le départ entre les stades de repos et les stades de division, les images données par SCHÜTT et par DOGIEL correspondent à des stades de division. Ceci déjà permet d'entrevoir les raisons de certaines divergences d'observation : la chromatine des noyaux au repos a généralement une structure réticulaire, celle des noyaux en division une structure filamenteuse. C'est là une règle très générale qui se vérifie en particulier chez les Péridiniens. C'est chez les *Ceratium* que les différentes phases de la division ont été le mieux suivies, par LAUTERBORN, BORGERT, JOLLOS.

On voit d'abord les microsomes qui sont aux nœuds du réseau s'orienter en files qui deviennent de véritables filaments striés. Ceux-ci s'ordonnent parallèlement les uns aux autres. LAUTERBORN voit persister à ce stade les trabécules du réseau, qui unissent les uns aux autres les filaments chromatiques, formant l'image d'un filet à mailles rectangulaires ; BORGERT et JOLLOS nient au contraire l'existence de ces anastomoses. Mes propres observations sont pleinement d'accord avec celles de ces derniers auteurs.

Les filaments chromatiques convergent aux pôles vers un centre d'attraction où seul BORGERT a pu déceler l'existence d'un centrosome figuré, Pour JOLLOS, ce centre est contenu au début de la caryodiérèse dans le nucléole, qui aurait ainsi la valeur d'un vrai caryosome. LAUTERBORN et BORGERT voient simplement les nucléoles s'étirer entre les deux pôles. La mitose s'achève par scission des filaments en leur milieu, et reconstitution de la structure réticulée des noyaux fils.

On voit ainsi au cours de la caryodiérèse la structure réticulaire passer à la structure filamenteuse, suivant le mécanisme même, par lequel dans les noyaux de métazoaires et de métaphytes, le spirème se constitue aux dépens du réseau chromatique.

On remarquera ici cette structure en file de microsomes des filaments chromatiques, que plusieurs auteurs ont observés sur les organismes vivants, structure qui n'est pas d'ailleurs propre aux Péridiniens, et que l'on retrouve en particulier chez quelques Coccidies et chez les Radiolaires.

Chez les Péridiniens même elle ne paraît pas constante. J'ai de nombreuses figures de division de *Peridinium* dans lesquelles les chromosomes sont des filaments homogènes. Ce rapide résumé de nos connaissances essentielles sur la structure nucléaire des formes libres, va nous permettre de lui comparer celle des parasites.

STRUCTURE DU NOYAU CHEZ LES PARASITES. — Chez plusieurs d'entre eux la structure nucléaire ne nous est connue que par des images observées *in vivo*. C'est le cas des *Apodinium*, des *Chytriodinium* et de *Schizodinium sparsum*. Pour les *Chytriodinium*, ce sont des figures en peloton ou en écheveau de filaments lisses que donne V. DOGIEL (1906). Chez les *Apodinium* et chez *Schizodinium sparsum* on ne distingue que des files plus ou moins parallèles de microsomes. Dans ces trois cas, la structure est incontestablement du type filamenteux, ce qui n'est pas pour nous

étonner, puisque nous savons que tous ces noyaux sont en travail continu de caryodiérèse.

Chez les *Oodinium*, les *Blastodinium*, les *Haplozoon* et les *Syndinium*, le noyau et sa division ont pu être étudiés cytologiquement.

Noyau et caryodiérèse des Oodinium. — Le noyau des *Oodinium* aux stades végétatifs a été étudié par Bargoni (1894) chez *Oodinium amylaceum*, par Dogiel (1909) chez l'*Oodinium* des *Alciope*, et par moi-même chez *Oodinium fritillariæ*. Comme on l'a vu, les figures que j'ai données, diffèrent considérablement de celles des deux auteurs précédents. Bargoni et Dogiel figurent d'après leurs coupes une structure finement et uniformément granuleuse, tandis que celles que j'ai faites d'*Oodinium fritillariæ* montrent la chromatine sous forme d'un spirème très lâche constitué dans un cas par des microsomes juxtaposés, comme chez un grand nombre de Péridiniens, et dans l'autre par une sorte de tube creux à paroi rugueuse.

Nous retrouvons dans ces observations les divergences que nous avons relevées dans celles des auteurs qui ont étudié les formes libres. D'une part, structure granulaire, d'autre part, structure filamenteuse. Ces observations ont porté sur des formes différentes, mais si peu différentes, que ce fait ne peut expliquer les divergences qu'elles contiennent. Il est beaucoup plus vraisemblable de les attribuer à ce que les parasites étudiés n'étaient point à des stades comparables. De ceci, nous trouvons d'ailleurs la preûve dans notre étude d'*O. fritillariæ.* Nous avons vu que, chez des parasites moins développés, qui malheureusement n'ont pu être étudiés sur coupes, l'aspect du noyau *in vivo* est celui d'une vésicule uniformément remplie de grains non orientés, d'autant plus fins que le parasite est plus jeune. Le noyau de la dinospore mûre se présente exactement sous le même aspect.

Par contre, les noyaux des sporocytes sont tous du type filamenteux, avec orientation très nette des filaments — qui ici sont lisses — vers les pôles cellulaires. Ce sont des noyaux en division. Il devient ainsi certain que, chez les *Oodinium*, le noyau au repos, soit de la forme végétative parasite, soit de la dinospore libre a une structure granulaire (qui pourrait être en même temps réticulaire), structure qui passe, dès le début de la sporogenèse, à la structure filamenteuse. Les deux stades que j'ai pu étudier sur coupes doivent être interprétés comme des spirèmes préparatoires de la première scission sporogenétique. Des spirèmes aussi développés et aussi nets, qui rappellent étonnamment ceux des divisions de

maturation dans les œufs de Métazoaires, n'ont pas été observés jusqu'ici chez les Péridiniens. Leur développement est en rapport avec le volume considérable du noyau, et de l'individu végétatif des *Oodinium*, qui sont eux-mêmes conséquences de l'existence parasitaire de ces organismes. On peut également considérer comme telle l'existence de centres caryodiérétiques beaucoup plus marqués que chez les formes libres.

Noyau et caryodérièse des Blastodinium. — Les *Blastodinium* nous ont d'ailleurs offert des caractères analogues, et le même passage de la structure granulaire du noyau végétatif à la structure filamenteuse du noyau en division. Il nous permettent de suivre, dans les poussées sporogenétiques, la série complète des transformations du noyau très modifié de la forme parasite au noyau péridinien normal des sporocytes les plus proches de la dinospore libre.

Le trophocyte des *Blastodinium* déjà remarquable par sa structure biénergide, l'est aussi par la masse considérable de ses noyaux, vascularisée par le cytoplasme, par la structure et l'acidophilie de leur chromatine, par le grand développement de leurs nucléoles basophiles et de leur appareil kinétrique, tous caractères qui d'emblée les différencient profondément des dinokaryon typiques. L'hypertrophie nucléaire, la densité et l'homogénéité de la substance chromatique rendraient les échanges superficiels insuffisants à assurer la nutrition du noyau si les *plasmodendrites*, qui cytologiquement représentent des vestiges fusoriaux, ne réalisaient pas comme une sorte de vascularisation trophique de sa masse. C'est plus simplement d'ordinaire, par augmentation de la surface d'échanges : noyaux rameux des glandes séricigènes des lépidoptères, en fer à cheval (Péritriches, Acinétiens), moniliformes (beaucoup de Ciliés) qu'est compensée la rupture de l'équilibre caryoplasmatique. C'est un mode nouveau de cette compensation que nous offrent les *Blastodinium*, et particulièrement intéressant parce que nous voyons l'appareil kinétique, qui ailleurs peut former des organes de soutien (axostyle des *Trichomonas*) se mettre ici au service de la nutrition nucléaire.

Par sa structure finement granuleuse, presque homogène chez certaines espèces (*B. spinulosum*, *B. crassum*) et par son acidophilie la masse chromatique du noyau trophocytaire des *Blastodinium* rappelle celle que Klebs (1912) a fait connaître d'*Hypnodinium sphaericum* et de *Cystodinium bataviense*. On peut se demander si, dans ces trois cas, la structure granuleuse et l'acidophilie ne sont pas en rapport avec une activité

caryodiérétique réduite. Les *Cystodinium* et les *Hypnodinium* sont des formes enkystées, le trophocyte des *Blastodinium* passe par de longues périodes de repos. Constatation suggestive : Chez *Bl. spinulosum* et *B. crassum* espèces monoblastiques à longue période, la chromatine est plus finement granuleuse et son acidophilie plus accentuée que chez *B. Pruvoti* et *B. contortum*, espèces polyblastiques, à courte période sporogenétique.

Chez ces dernières, la chromatine du noyau au repos n'est jamais homogène. Elle se présente sous forme de grains floconneux, orientés en files parallèles. C'est, avec des dimensions plus fortes des éléments, la structure dont nous avons déjà trouvé de nombreux exemples chez les formes libres et aussi chez les parasites.

c) Caractères génétiques.

L'influence de la vie parasitaire des Péridiniens retentit sur leur reproduction plus encore que sur leur morphologie. C'est d'ailleurs au mode de multiplication, plutôt plus qu'à la forme des éléments qui y prennent part, qu'est lié l'aspect si singulier de toutes les espèces palisporogenétiques. Mais ici encore nous constaterons d'intéressantes gradations qui nous conduiront du mode de reproduction très simple des espèces libres aux modes les plus complexes que l'on puisse trouver chez les parasites.

La scissiparité simple et l'ébauche d'une sporulation chez les formes libres. — On sait que chez les Péridiniens libres, il n'y a pas, en règle générale, dans le cycle évolutif, une phase de végétation distincte d'une phase de reproduction. La reproduction s'effectue par scissiparité simple du corps et chaque division scissipare s'intercale entre deux périodes de végétation pendant laquelle l'organisme récupère la moitié de sa masse primitive. C'est l'exception que ces bipartitions se succèdent sans délai, produisant des éléments beaucoup plus petits que l'individu initial et méritant le nom de spores. Ceci se produit parfois chez les *Peridinium* où l'individu se divise sous sa cuirasse par deux bipartitions en quatre éléments, chez *Pyrophacus horologium*, où trois bipartitions produisent huit spores gymnodiniennes. Le cas le plus important d'une sporulation chez un Péridinien libre est celui du *Diplodinium lunula*, que nous avons déjà eu à citer à d'autres égards. Là, il se forme d'abord des sporocytes fusiformes, puis de chacun d'eux 2 sporocytes lunulaires, et dans ceux-ci 8 spores gymnodiniennes, c'est-à-dire, en tout, 64 spores. Il est certain

qu'une véritable sporulation existe chez d'autres Péridiniens, comme le montre l'existence dans le plancton de kystes à nombreuses spores gymnodiniennes ; SCHÜTT en a figuré un dans ses Péridiniens de la *Plankton Expedition* et j'en ai observé deux, moi-même, dans le plankton de la baie de Banyuls. (Fig. CLIX, CLX.)

Dans tous ces cas, il s'agit d'une série de bipartitions suivant une progression rigoureusement géométrique qui partagent le corps en un nombre pair d'éléments tous égaux et homodynames.

Il y a parmi les parasites des formes dont le processus reproducteur ne semble pas différer de la simple scissiparité des formes libres.

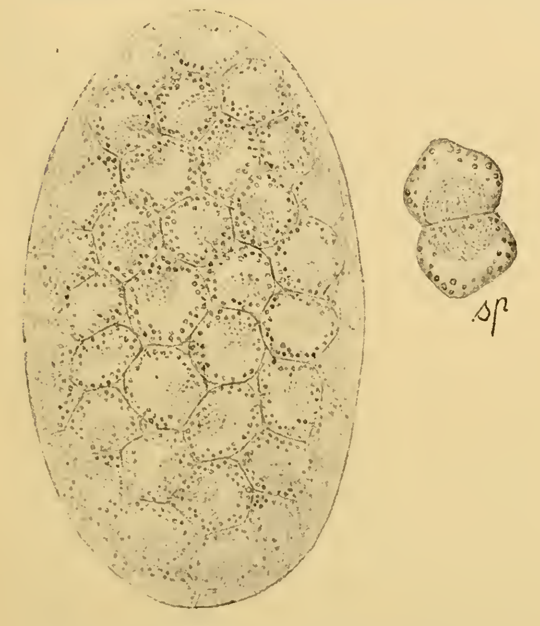


FIG. CLIX. Kyste pélagique d'un Péridinien d'identité inconnue en sporogénèse (incolore) × 850; sp. sporocytes. (× 1200).

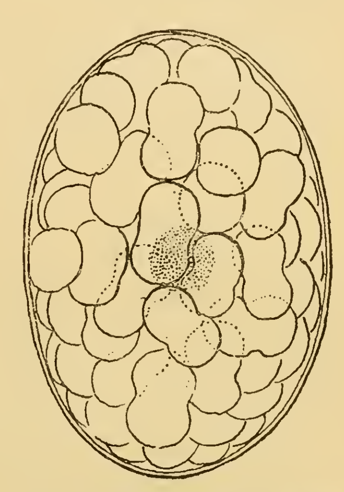


FIG. CLX. Kyste pélagique d'un Péridinien d'identité inconnue renfermant de nombreuses dinospores (bien pigmentées en vert jaunâtre). La tache sombre du centre représente l'emplacement d'une tache rougeâtre s (× 550).

LES PARASITES A SCISSIPARITÉ SIMPLE OU A SPOROGÉNÈSE ÉBAUCHÉE. — D'après les renseignements que POCHE (1904) nous fournit sur *Gymnodinium parasiticum*, il n'y aurait chez cette espèce qu'une reproduction par divisions binaires, intercalées entre de courtes périodes de croissance.

Chez *Schizodinium sparsum* le processus se complique par la différenciation de la période de croissance et de la période de reproduction, différenciation qui s'affirme par ce fait que les éléments sont d'autant plus petits qu'ils sont plus nombreux.

Il en est de même chez *Duboscquella tintinnicola*, où l'élément

initial coccidiforme se divise brusquement par scissions répétées en spores qui sont des gamètes. Chez ces formes, il n'y a ni polarité morphologique ni polarité génétique, rien qui diffère, en somme, de la reproduction d'un *Pyrophacus* ou de *Gymnodinium lunula*, rien non plus qui indique le mode de sporulation très évolué des *Blastodinium*, qui sont cependant, comme *Schizodinium*, des parasites intestinaux photo-chylotrophes. C'est ici que se pose le problème du déterminisme de la sporogenèse itérative ou palisporogenèse.

La palisporogenèse. — Ce mode de sporulation qui n'a point son équivalent chez les autres Protistes et dont aucun Péridinien libre ne montre l'indication, s'observe chez les parasites intestinaux : *Blastodinium*, *Haplozoon* et chez les ectoparasites : *Apodinium*, *Chytriodinium*. Il fait défaut chez les *Oodinium*. Ce que l'on connaît des premiers stades de la sporulation chez les *Neresheimeria* et les Ellobiopsidés articulés permet de considérer celle-ci comme une palisporogenèse.

Le fait essentiel : l'hétérodynamie des produits de la division. Son déterminisme. — La palisporogenèse a naturellement le caractère fondamental de toute sporogénèse, c'est d'être la dissociation en éléments reproducteurs d'un individu végétatif qui s'est nourri et accru pendant un temps plus ou moins long. Comme l'étymologie du vocable l'indique (πάλιν, de nouveau), la palisporogénèse est le fait de la réitération, par un même individu de la dissociation sporogénétique. Mais le fait essentiel de la palisporogenèse n'est pas, quoiqu'il soit constant, la répétition. Ce fait essentiel est l'hétérodynamie des cellules résultant de la première division. L'itération n'en est qu'une conséquence. Expliquer l'hétérodynamie serait expliquer toute la palisporogenèse. L'explication devra rendre compte de ce que ce mode de reproduction est propre aux Péridiniens.

Deux cellules issues d'une même cellule initiale peuvent se comporter différemment pour deux raisons différentes : soit qu'elles aient une structure différente, soit qu'elles se trouvent dans des conditions d'existence différentes.

Dans le premier cas, l'origine de l'hétérodynamie est à rechercher en remontant de proche en proche la lignée des cellules dans l'espoir de découvrir l'origine de leur hétérogénéité structurale. C'est par exemple le problème du déterminisme de la différenciation des blastomères, chez les Métazoaires, de la différenciation des individus dans les colonies des

Volvocinées, de la différenciation des cellules somatiques et germinales chez les Cnidosporidies, c'est d'une manière générale tout le problème de la forme et de la structure organiques, dans lequel interviennent beaucoup plus les facteurs ancestraux que les facteurs actuels. Si le problème de la palisporogenèse était de cet ordre, je n'essaierais pas d'en poursuivre ici la solution.

Mais les données du problème me paraissent plutôt relever du second cas : elles mettent en cause plus de facteurs actuels et elles prêtent ainsi à une discussion plus objective.

LE FACTEUR ANCESTRAL : LA SCISSION TRANSVERSALE DES PÉRIDINIENS. — Nous avons dit qu'il n'y avait rien dans l'histoire des Péridiniens libres qui eût pu faire prévoir la palisporogenèse des parasites en tant que phénomène global. Est-ce à dire que, connaissant maintenant celle-ci, et son fait essentiel, l'hétérodynamie des produits de la division, nous ne puissions en trouver aucune indication ou aucune raison dans l'organisation et la reproduction des formes libres ? Le fait même que la palisporogenèse est un mode propre aux parasites péridiniens doit y trouver son expression !

Or il est un caractère par lequel les Péridiniens se distinguent de tous les autres flagellés : c'est leur mode de division transversal, ce par quoi il faut entendre, indépendamment de toute conception théorique, une division dont le plan est normal ou subnormal à l'axe de locomotion[1].

Cette division transversale doit-elle être considérée comme la cause de l'hétérodynamie ? Il est certain qu'elle partage le corps en deux moitiés qui sont beaucoup plus dissemblables que ne le seraient deux moitiés

1. La désignation classique du plan de scission des Péridiniens comme transversal, résulte de ce que la définition des pôles repose sur le critérium physiologique du sens le plus fréquent de la progression. Cette définition mène à considérer les Péridiniens, avec quelques rares autres flagellés (*Costia*), comme faisant exception à la loi, générale pour les Mastigophores, de la scission longitudinale. Cette définition a sa valeur. Ce qui le prouve, c'est que l'axe de locomotion devient, chez la plupart des parasites fixés, l'axe de fixation.

Mais il convient de faire remarquer que le terme de « scission transversale » évoque pour un flagellé, dont le « type morphologique » est un ellipsoïde à flagelles insérés à l'un des pôles, l'idée d'une scission suivant l'équateur de l'ellipsoïde, c'est-à dire sans rapports avec le point d'origine des flagelles. Cette idée vient d'autant plus naturellement à l'esprit que l'on oppose à la scission longitudinale normale des flagellés la scission transversale normale des Ciliés, dont le type morphologique est aussi un ellipsoïde à bouche polaire, et où la nouvelle bouche se forme indépendamment de l'ancienne.

Or, la scission transversale ainsi comprise, la scission transversale vraie, n'existe point chez les Dinoflagellés. Chez tous, comme chez tous les flagellés le plan de scission passe par le point d'origine des flagelles. Les rares flagellés qui, par contre, font exception à cette règle sont les Chlamydomonadines, et seulement pour leurs scissions gamétogénétiques.

Il faut considérer les Péridiniens, non comme des flagellés à scission transversale, mais comme des flagellés chez lesquels, par suite de la disposition des flagelles et de leur jeu, l'axe de la locomotion a dévié de 45° par rapport à la direction qu'il a chez le flagellé type. On pourrait dire de celui-ci qu'il est à *locomotion euaxiale*, de celui-là qu'il est à *locomotion pleuraxiale* ou *pseudaxiale*.

longitudinales, d'autant plus dissemblables que la plupart des espèces, surtout les cuirassées présentent une polarité morphologique très accentuée. (Cornes chez les *Ceratium* et les *Peridinium*, insertion flagellaire antérieure chez les *Spirodinium*, etc.) Mais cette dissemblance est toute passagère, chaque moitié reconstituant exactement ce qui lui fait défaut. Il est cependant des cas, qui ne manquent pas d'intérêt pour nous, où la reconstitution n'est pas parfaite, de sorte que les individus issus de la division ne sont pas rigoureusement superposables. Kofoid a donné de ce fait un exemple saisissant dans ses chaînes de *Ceratium* où les individus terminaux arrivent à différer notablement, par suite de la reconstitution infidèle, lors de chaque scission, des moitiés manquantes de la cuirasse. Il y a là un hétéromorphisme marqué, qui existe peut-être chez beaucoup d'autres formes libres, mais que l'on ignore faute de pouvoir suivre, comme dans une chaîne, la lignée d'une cellule. Mais il n'y a point là d'hétérodynamie.

L'hétérodynamie n'est point un caractère fondamental des Péridiniens, c'est un caractère acquis par les parasites et dont nous devons rechercher l'origine dans un des facteurs qui régissent l'existence de ces organismes.

Les facteurs actuels. Orientation du parasite par rapport a l'hote. Polarité trophique. — Examinons successivement le cas des divers parasites qui présentent cette hétérodynamie : le plus typique est celui des *Apodinium*. Nous savons que chez ces organismes la fixation est polaire, ce qui s'accorde avec le fait que le plan de scission est normal à l'axe de fixation. Ceci suffit à expliquer l'hétérodynamie : l'une des cellules reste adhérente au pédoncule, organe d'absorption et continue de se nourrir et de s'accroître ; l'autre privée de nutriments — le parasitisme étant exclusivement histotrophe, ne peut que se diviser, s'enkyster, ou dégénérer. C'est le premier phénomène qui se produit, sans croissance concomitante. L'hétérodynamie est réalisée ; elle est l'effet de trois causes distinctes et nécessaires : 1° le mode de scission transversal qui est un caractère ancestral de Péridinien, 2° la fixation du parasite normalement à l'hôte, qui est un caractère tout contingent, propre aux *Apodinium* (et à quelques autres péridiniens parasites), 3° le parasitisme histotrophe exclusif qui, étant données la structure et la situation du parasite, est pour lui le seul mode de vie possible.

L'hétérodynamie ébauchée des *Chytriodinium* s'explique exactement de la même façon que celle des *Apodinium*. Les scissions précoces de la cellule proximale sont provoquées par l'épuisement rapide de l'œuf.

Cette cellule ne diffère en rien de la distale. Soumise à l'inanition, elle se comporte comme elle : elle se divise.

Réservons, pour l'instant, les cas des autres ectoparasites, les *Ellobiopsidae*, pour nous occuper d'abord des Péridiniens intestinaux palisporogénétiques.

Les *Haplozoon* se comportent, nous l'avons vu à bien des égards, comme les *Apodinium*. Nous ne savons pas malheureusment quelle est l'orientation du trophocyte par rapport à l'épithélium intestinal. Si nous admettons qu'il est, lui aussi, fixé par l'un de ses pôles, et qu'il se nourrit par ses rhizoïdes, son hétérodynamie se trouvera expliquée comme celle des *Apodinium*. Mais il faut ici expliquer en outre, que contrairement à ce qui se passe chez ces derniers, il y ait un accroissement notable de la masse des sporocytes au cours de la sporogenèse. Cet accroissement peut être attribué à un chylotrophisme osmotique des sporocytes, chylotrophisme insuffisant toutefois à soustraire ceux-ci aux conséquences qu'a pour eux la séparation du trophocyte.

Le cas des *Blastodinium* qui est la forme à palisporogenèse le plus développée, nous paraît, au premier abord, peu réductible aux précédents. Nous avons affaire ici à un parasite non histotrophe, mais chylo-phototrophe et dont la nutrition ne semble pas plus polarisée que ne l'est celle des *Schizodinium* qui vivent exactement dans les mêmes conditions.

Mais il faut considérer ici la situation du parasite dans l'hôte, engagé dans l'intestin, un peu comme celle d'un projectile dans l'âme d'un canon. De cette situation, il résulte que le trophocyte, qui est toujours antérieur, est dans des conditions de nutrition beaucoup plus favorables que le gonocyte placé derrière lui. J'ai déjà exposé et discuté les faits et les arguments qui tendent à prouver que l'activité chylotrophique du parasite est plus intense au pôle antérieur qu'au pôle postérieur : existence d'une polarité morphologique, dépigmentation du pôle antérieur. Il ne faut naturellement point envisager ici les choses du point de vue absolu, mais du point de vue différentiel. Je ne prétends pas que le gonocyte et les sporocytes soient en inanition, comme ils le sont chez les *Apodinium*. Leur masse s'accroît au cours de la sporogenèse, ce qui suffit à prouver qu'ils se nourrissent. Dans les cas de scissiparité simple du trophocyte, le trophocyte fils postérieur qui devrait se diviser, continue lui aussi à s'accroître. N'est-ce point déjà remarquable de constater que la scissiparité simple, ou homodynamie des deux trophocytes, ne se présente que chez les espèces les plus grêles, tandis que les formes trapues

qui encombrent la lumière intestinale ne la montrent que d'une manière tout à fait exceptionnelle ? Ce que je crois, c'est qu'il suffit chez tous ces parasites d'une modification infinitésimale de l'équilibre nutritif, entre le trophocyte et le gonocyte pour déclancher la série des scissions du gonocyte, comme il suffit d'un trouble très réduit de l'équilibre de l'œuf non fécondé pour déterminer sa segmentation parthénogénétique (Voir en particulier BATAILLON 1910).

On ne manquera pas d'objecter à cette explication de la palisporogenèse le cas des *Oodinium* qui, se trouvant exactement dans les mêmes conditions topographiques et trophiques que les *Apodinium*, ne montrent pas de palisporogenèse, et point d'hétérodynamie des cellules-filles. Je répondrai que le cas des *Oodinium* ne peut être opposé à la théorie, pour cette raison qu'il n'y a pas chez ces organismes de divisions à l'état végétatif. Il est remarquable au contraire qu'ils se divisent, quelque soit leur taille, dès qu'ils se séparent de leur substratum nourricier, tout comme font les gonocytes dans les formes palisporogénétiques. L'*Oodinium* tout entier est comparable à un gonocyte. On voit là que c'est bien la rupture brusque de l'équilibre nutritif qui est le *primum movens* de la division. Je ferai remarquer au surplus que la première scission s'effectue, à en juger d'après les observations les plus sûres, suivant l'axe de fixation, ce qui porterait à croire qu'ici le parasite n'est pas fixé par l'un de ses pôles mais par son équateur. Ceci pourra être vérifié objectivement par l'observation des stades très jeunes. Mais il se peut aussi que l'axe de division primitivement transversal ait tourné de 90 degrés, sous l'action des forces qui régissent la division cellulaire normale et qu'exprime la loi d'Oscar Hertvig. On voit qu'en aucune façon le défaut de palisporogenèse et d'hétérodynamie chez les *Oodinium* ne peut être opposé à la conception que nous nous sommes faite de ces phénomènes.

PALISPOROGENÈSE DES ELLOBIOPSIDAE ET DES BLASTULOIDÆ. — Il nous reste à examiner la palisporogenèse des *Ellobiopsidae* et des *Neresheimeria*. Je ferai remarquer d'abord que je n'ai nullement fait intervenir dans l'essai d'explication de la palisporogenèse des Péridiniens, l'état mono- ou polyénergide des parasites.

Si donc on considère comme vraisemblable la conception que j'ai proposée de la palisporogenèse des *Apodinium*, on l'étendra sans peine à *Ellobiopsis Chattoni* et à *Staphylocystis racemosus*, ectoparasites histotrophes, et aussi à *Parallobiopsis Coutieri* et aux *Ellobiocystis* articulés,

à condition toutefois d'admettre qu'ils sont histotrophes, en même temps que saprotrophes.

Nous concluons ainsi par analogie, mais je reconnais qu'en présence des *Ellobiopsidae* seuls, nous aurions eu quelque peine à édifier notre théorie de la palisporogenèse. Il y a, en effet, un facteur dont le rôle dans le phénomène nous paraît très clair chez les *Apodinium* : l'orientation du parasite et de son plan de division par rapport à l'hôte, facteur dont la connaissance nous échappe complètement en ce qui concerne les *Ellobiopsidae*. Il semble même que, quelle que soit l'orientation primitive du germe, celle-ci ne puisse plus, chez le parasite transformé en un volumineux plasmode, exercer aucune influence sur le sens de la fragmentation de cette masse. Mais, bien que nous ne nous l'expliquions pas, cette division transversale existe ; elle est, de plus, dans tous les cas, localisée au pôle distal de l'article proximal (trophomère), où elle se répète. Ce sont là autant de caractères qui nous permettent de la considérer comme explicable de la même façon que celle des Péridiniens.

Chez les *Ellobiopsidae*, le contenu des articles distaux (gonomères), au lieu de se segmenter en spores par divisions répétées, se résout en spores, d'un seul coup, après une phase de maturation plus ou moins longue, qui commence à partir du moment où le gonomère est séparé du trophomère. La sporulation brusque est une conséquence de l'état plasmodial. Elle se retrouve chez les Péridiniens plasmodiaux.

Le cas des *Neresheimeria* paraîtra plus difficile à rapporter aux précédents, surtout si l'on admettait que ce sont des parasites intracellulaires, blastotrophes, condition qui exclut en général toute polarité trophique. Mais il s'agirait ici d'un blastotrophisme bien particulier. La cellule hôte ne serait pas détruite par le parasite. Elle s'associerait à lui, et s'orienterait par rapport aux organes dont elle devient elle-même parasite. Le complexe parasitaire ainsi réalisé est nettement polarisé.

De la cellule hôte, la partie antérieure nucléée et porteuse de rhizoïdes joue seule un rôle dans la nutrition du parasite. L'étui n'est pas en contact avec lui. Le premier article se trouve donc être l'équivalent physiologique du trophomère des *Ellobiopsidae*. Le reste de la sporogenèse ne diffère de celle de ces organismes que par une segmentation des articles, qui n'existait pas chez eux. Ce serait là un processus intermédiaire entre la sporogenèse en progression géométrique des Péridiniens polarisés et la sporulation brusque des *Ellobiopsidae*.

Sporogenèse des paradinidae. — Le cas des *Neresheimeria* nous amène à celui des Paradinides desquels nous avons rapproché le parasite des Fritillaires, et en particulier au cas de *Paradinium Poucheti* dont la croissance plasmodiale hétérogène et la sporulation par gonosphères constituent une reproduction d'allure palisporogenétique. Nous avons déjà comparé les blastodes des Paradinides au trophomère des *Ellobiopsidae* et des *Neresheimeria*, le plasmode quiescent et les gonosphères aux gonomères de ces organismes. Cette comparaison, soutenable au point de vue de la marche de la sporogenèse et de son résultat, l'est-elle encore au point de vue de son déterminisme ? En d'autres termes, la structure hétérogène du plasmode de *Paradinium Poucheti* est-elle explicable de la même manière que l'hétérodynamie du trophocyte et du gonocyte des Péridiniens, du trophomère et des gonomères des *Ellobiospidae* ? Il est bien difficile, à première vue, de concevoir qu'un plasmode qui se développe dans un milieu homogène, comme la lymphe d'un Copépode, puisse ne pas s'accroître d'une manière homogène, d'autant que nous avons précisément sous les yeux, dans les *Syndinium* et *Atelodinium parasiticum*, des exemples de croissance homogène. La comparaison même du mode de croissance des *Syndinium* et du mode de croissance des *Paradinium* va nous faire entrevoir la raison des différences qu'ils présentent. Le plasmode des *Syndinium* se continue d'emblée d'une manière massive et continue. Le plasmode de *Paradinium Poucheti* est un plasmode par aggrégation. Dans le premier, pourvu qu'il soit doué d'une conductibilité trophique suffisante, toutes les régions s'accroissent d'une manière égale. Dans le second, la diffusion des nutriments se fait également dans chaque lobe, mais, d'un lobe à un autre, elle se trouve réduite du fait de la discontinuité. Les lobes profonds seront donc dans des conditions de nutrition d'autant plus défavorables que les lobes superficiels seront plus nombreux et plus étendus. En fait, on remarque que la plupart des blastodes ont une situation superficielle, ou qu'ils sont tous, par leurs faces, directement au contact de la lymphe de l'hôte. Le fait que les blastodes forment, en général, des lobes moins volumineux que le plasmode quiescent, est dû à ce qu'il continuent à se scinder par plasmotomie tout en s'accroissant.

Nous reconnaissons encore, dans cette croissance et cette sporogenèse des *Paradinium*, l'action d'un facteur ancestral : persistance d'une tendance à la division, caractère de forme libre qui s'affirme particulièrement au début du cycle, et d'où résulte la discontinuité

du plasmode, et l'action de facteurs actuels : la disposition des lobes du plasmode, qui détermine pour eux des conditions inégales d'absorption.

On voit en somme que la sporogenèse hétérogène de *Paradinium Poucheti*, quoique assez comparable dans ses grandes lignes à la palisporogenèse des Péridiniens et des *Ellobiopsidae*, relève de facteurs assez différents. Il est évident en particulier que l'orientation et le sens des divisions du parasite n'y jouent plus aucun rôle. Ceci suffit à montrer que le caractère de la palisporogenèse est un caractère tout contingent, et de nulle valeur phylogénique et par conséquent inutilisable en systématique.

La sporogénèse des Péridiniens parasites comparée a celle des autres protistes. — Nous savons maintenant, que si la palisporogenèse typique est liée à la nature péridinienne des parasites, c'est à cause du mode de division transversal spécial aux flagellés de ce groupe. Il n'y a pas lieu de s'étonner de ne pas la trouver réalisée dans d'autres ordres de la classe, ni chez les Sporozoaires exosporés dont la souche paraît bien être parmi les Euflagellés (voir en particulier Léger et Duboscq **1909** et **1910**)[1]. Mais on peut être surpris de n'en trouver aucun exemple chez les Ciliés qui sont essentiellement des Protistes à scission transversale. Il y a bien chez ceux-ci des chaînes résultant de divisions inachevées : *Anoplophrya*, *Haptophrya*, *Polyspira*, chaînes dans lesquelles les individus postérieurs restent un temps incomplets. Mais il n'y a pas là d'hétérodynamie véritable. Toutes ces formes sont, en effet, des parasites exclusivement chylotrophes. Aucune de celles qui sont fixées aux tissus ne développe d'organes absorbants. La ventouse des *Haptophrya*, les stylets fixateurs (*Schultzellina mucronata* Cepède, *Maupasella nova* Cepède, *Perikaryon Cesticola* Chatton) ne jouent en aucune façon ce rôle. V. Dogiel, **1909**, s'est étendu, sur les analogies qu'il a cru trouver entre le bourgeonnement des Cestodes et la palisporogenèse d'*Haplozoon*. Une analyse plus approfondie de ce dernier phénomène lui aurait montré que ces analogies sont toutes superficielles, et je ne crois pas devoir m'y attarder ici.

1. N'est-il pas intéressant de rencontrer chez une des formes dont l'appareil de fixation — et probablement aussi d'absorption — est le plus développé *Nina (Pterocephalus) gracilis*, la différenciation, très rare dans le groupe, d'un énergide protoméritique complet, comparable physiologiquement au trophocyte de nos Péridiniens, et au « méristème » de *Parallobiopsis* ? Le noyau protoméritique est un noyau purement végétatif qui ne prend pas part à la gamogonie. V. Dogiel (**1919**) a déjà insisté sur cette analogie, mais il est allé plus loin dans la voie des homologies.

B. ESSAI DE CLASSIFICATION DES PÉRIDINIENS PARASITES ET DES FLAGELLÉS AFFINS

Sommaire

Valeur et subordination des caractères. — Notre analyse des caractères ancestraux et des caractères adaptatifs des Péridiniens parasites nous a appris que, seules, la forme des dinospores et leur structure nucléaire, pouvaient être considérées à coup sûr comme héritées des souches libres. C'est donc elles seules qui, en systématique, devraient servir de guide pour l'attribution des parasites à telle ou telle famille de Péridiniens libres. Car rien ne permet de considérer les Péridiniens, parasites comme formant un groupe systématique homogène, monophylétique.

Lorsque nous avons montré qu'*Apodinium mycetoides*, parasite externe, se trouvait dans de bonnes conditions pour s'adapter au parasitisme intestinal chez *Fritillaria pellucida* et que cette adaptation conduisait à une structure analogue à celle des *Blastodinium*, il ne nous est pas venu à l'esprit de voir dans le genre *Apodinium* des Fritillaires un des stades qui ont conduit au genre *Blastodinium* des Copépodes. Et quoique la localisation des stades jeunes des *Syndinium* au contact de l'intestin permette de concevoir que ces Péridiniens sont passés au cours de leur évolution par un stade intestinal, nous ne prétendons pas que ce stade soit l'un quelconque des *Blastodinium* que nous connaissons chez les Copépodes mêmes qui hébergent les *Syndinium*. L'exemple des *Paradinium* qui ne sont manifestement pas des Péridiniens montre que des flagellés divers sont susceptibles d'infecter des Copépodes très voisins et d'y acquérir par convergence des caractères très semblables.

Inversement, si l'on s'en réfère à la structure des spores on concevra que des Péridiniens, morphologiquement et éthologiquement aussi différents que les *Blastodinium* et les *Chytriodinium*, ont pu tirer leur origine de Gymnodiniens libres non éloignés.

Il ne peut donc s'agir de grouper les Péridiniens parasites ; il faut au contraire tenter de les répartir entre les différents groupements de Péridiniens libres. Or, ceci même ne peut être qu'un essai tout à fait provisoire, pour les raisons suivantes :

1° La forme parfaite des dinospores est insuffisamment connue pour plusieurs genres et totalement inconnue pour d'autres.

2° Cette forme est elle-même assez variable pour des parasites manifestement apparentés (Macrospores et microspores α et β des *Syndinium*).

3° La systématique des Péridiniens est encore très rudimentaire. D'après la structure des spores, c'est au genre *Gymnodinium* que nous rapporterions l'origine de la plupart de nos parasites. C'est d'ailleurs ce qu'avaient fait Pouchet, Dogiel, Lohmann pour ceux qui constituent nos genres *Oodinium*, *Chytriodinium*, *Duboscquella*. Le genre *Gymnodinium* est lui-même, nous l'avons déjà dit, un complexe de formes disparates parmi lesquelles se trouvent certainement des stades nus de Péridiniens cuirassés ou des formes de reproduction de parasites insoupçonnés.

Dans mes trois premières notes préliminaires, j'ai cru pouvoir grouper sous le nom de *Blastodinidæ*, les *Blastodinium* et les *Apodinium*, à cause des caractères communs de leur sporogénèse.

L'étude que nous avons faite du mécanisme et du déterminisme de la sporogénèse itérative montre que si ce mode de reproduction est. par sa cause, la scission transversale, liée à la nature péridinienne de ces organismes, il a pu s'établir chez n'importe quel Dinoflagellé, sans distinction de phylum, et en quelque sorte au hasard de la situation du parasite par rapport à l'hôte.

Nous dirons la même chose des autres caractères adaptatifs tels que ceux que l'on voudrait tirer, par exemple, des organes de fiaxtion.

Ces réserves étant faites, nous proposerons par simple mesure d'ordre l'essai taxonomique suivant :

Nous commencerons par séparer les Péridiniens stricts des Flagellés que nous avons étudiés avec eux dans ce mémoire.

Distinction entre les Péridiniens stricts et les Flagellés présentant avec eux des affinités probables ou possibles. —

A. Noyaux du type *dinokaryon*, sinon aux stades végétatifs, tout au moins dans les éléments sporogénétiques et les spores. Celles-ci ont les deux sillons en croix et les deux flagelles, dont l'un ondulant, caractéristique des dinoflagellés : *Dinoflagellés stricts*.

B. Noyaux du type *protokaryon* ou *mesokaryon*, même dans les spores. Celles-ci sont du type *Bodo*, mais avec indication très nette chez certaines formes (*Atelodinium*) d'une structure péridinienne (flagelle récurrent ondulant contenu dans un sillon hélicoïdal) : *Flagellés présentant avec les Dinoffagellés des affinités probables ou possibles.*

Je résume dans le tableau ci-après l'essai de classification des Dinoflagellés stricts.

TABLEAU SYSTÉMATIQUE PROVISOIRE DES PÉRIDINIENS PARASITES

Sous-ordre des GYMNODINIDA

* Dinospores du type *Gymnodinium*, à sillon transverse contenu dans un plan, ou à peu près.

** à hémisphère antérieur et hémisphère postérieur subégaux, dépourvues de lipochrome.

Famille des GYMNODINIDÆ

*** Pas de formes végétatives morphologiquement différenciées des formes mobiles (= dinospores)................. G. *Gymnodinium* STEIN 1878. Une espèce ; dans la cavité gastro-vasculaire des siphonephores.

Famille des BLASTODINIDÆ, CHATTON 1906 *émend.* 1919

*** Formes végétatives immobiles, fixées ou non, mais toujours différenciées des formes mobiles (= dinospores).

**** Formes végétatives non fixées, plus ou moins chargées de chloro-xanthophylle à parasitisme chylotrophe encore mitigé de phototrophisme, ayant conservé la multiplication binaire des formes libres. Sporogénèse intervenant aux stades parasites.

— Pas de polarité trophique et génétique. Produits des scissions homodynames, donc pas de palisporogénèse................. .... G. *Schizodinium* CHATT. 1912. Une espèce ; dans l'estomac des Copépodes pélagiques (*Corycœus*).

— Polarité trophique et génétique. Produits des scissions tantôt homodynames (scissiparité binaire), tantôt hétérodynames (palisporogénèse). Chez les espèces les plus adaptées au parasitisme, disparition du pigment et suppression de la scissiparité.................................... G. *Blastodinium* CHATT. 1906. Huit espèces, trois variétés et quatre formes d'identité douteuse dans l'estomac des Copépodes pélagiques.

Famille des APODINIDÆ, *n. fam.* (V. suite p. 443)

**** Formes végétatives fixées, jamais pigmentées, à parasitisme exclusivement blastotrophe, ou chylotrophe. Scissiparité simple disparue. Sporogénèse simple ou itérative (palisporogénèse) intervenant chez les formes fixées.

— Siège externe, tégumentaire ou épicellulaire ; parasitisme exclusivement blastotrophe. Membrane bien individualisée constituant chez les formes palisporogénétiques des coques emboîtées.

+ Tronc fixateur et absorbant.

= Tronc fixateur souple prolongé en rhizoïdes. Palisporogénèse manifeste................... G. *Apodinium* CHATT. 1907. Deux espèces ; sur les appendiculaires.

= Tronc fixateur rigide, non prolongé en rhizoïdes. Sporogénèse inconnue................... G. *Parapodinium*, n. gen. Une espèce ; sur les appendiculaires.

TABLEAU SYSTÉMATIQUE PROVISOIRE DES PÉRIDINIENS PARASITES (suite)

Caractères	Genres	Familles	Sous-ordre
+ Formes sessiles, parasites sur les œufs et les diatomies. Dinospores présentant des traces de pigment xantho-chlorophyllien.		Famille des **APODINIDÆ** *n. fam.* (*suite*)	Sous-ordre des **GYMNODINIDA**
= à palisporogénèse ébauchée	G. *Chytriodinium* CHATT. 1912. Trois espèces sur les œufs des Copépodes pélagiques.		
= Sans palisporogénèse	G. *Paulsenella* n. gen. Une espèce, sur les diatomées pélagiques.		
— Siège intestinal. Parasitisme à la fois blastotrophe et chylotrophe. Pas de membrane individualisée ne formant pas de coques entre les poussées sporogénétiques	G. *Haplozoon* V. DOGIEL 1906. Six espèces; dans l'intestin des Annélides benthiques.	F. d. **HAPLOZONIDÆ** *n. fam.*, vel *Catenata*, DOGIEL, 1906, CHATT. *em.* 1906, 1903, 1909.	
** Dinospores à hémisphère antérieur beaucoup plus développé que le postérieur. Pas de pigment xantho-chlorophyllien, mais un lipochrome. Formes végétatives fixées par un tronc absorbant fibrillaire. Parasitisme blastotrophe. Pas de scissiparité simple. Sporogénèse intervenant après libération du parasite à produits. homodynames épars	G. *Oodinium* CHATT. 1912. Trois espèces et trois formes d'autonomie douteuse ; sur les animaux pélagiques : Tuniciers, Pteropodes, Siphonophores, Annélides.	Famille des **OODINIDÆ** *n. fam.*	
* Dinospores du type *Spirodinium*, à sillon transverse nettement hélicoïdal, dépourvues de pigment assimilateur et de lipochrome. Formes végétatives plasmodiales (multiplication des noyaux parallèle à la croissance) à parasitisme lymphotrophe ou endoblastotrophe. Sporogénèse mult synchronique.		Famille des **SYNDINIDÆ** ,*n. fam.*	
** Dinospores à sillon transverse peu profond et bien délimité	G. *Syndinium* CHATT. 1910: Une espèce et deux formes d'autonomie douteuse ; dans la cavité générale des Copépodes pélagiques. Formes appartenant probablement à ce genre, certainement à la famille, parasites dans le noyau et le cytoplasme des Radiolaires.		
** Dinospores à sillon transverse profond, très large, mal délimité.	G. *Trypanodinium* CHATT. 1912. Une espèce ; dans les œufs des copépodes pélagiques.		

J'ai dit, page 324, qu'après l'examen des documents inédits de DUBOSCQ et COLLIN, je serais tenté de classer *Duboscquella* en dehors des Péridiniens stricts, dans les *Paradinidae* à côté des *Atelodinium*, et que j'y adjoindrais le parasite du *Phæocystis Poucheti* : *Oxyrrhis phæocysticola* SCHERFFEL.

Flagellés présentant avec les Dinoflagellés des affinités probables ou possibles.

Position systématique des flagellés affins. — La classification des Flagellés présentant avec les Péridiniens des affinités probables ou possibles n'est pas encore réalisable.

Les *Paradinidæ* nov. fam. constituent un groupement homogène et dont les affinités avec les Péridiniens sont bien exprimées dans la forme des spores, particulièrement chez les *Atelodinium*.

Pour un traité de Protistologie, nous classerions dans un tableau systématique linéaire les *Paradinidæ*, tout à côté des *Cryptomonadidæ*, mais en faisant remarquer leurs afflnités avec les Dinoflagellés.

Dans un tableau phylogénique nous mettrions les deux groupes en relation par le genre *Atelodinium*. Ce n'est pas que nous considérions celui-ci comme un jalon de l'évolution qui a effectivement conduit des *Cryptomonadidæ* aux Dinoflagellés. Les *Atelodinium* sont des parasites qui ne peuvent être qu'en cul-de-sac latéral par rapport à une telle filiation. Mais nous voyons dans leurs spores, qui ont échappé à l'action morphogène du parasitisme, la forme représentative d'un flagellé libre, peut-être disparu, qui a été ce jalon.

Le passage des *Cryptomonadidæ* aux *Dinoflagellés* a pu s'effectuer, comme celui des *Prowazekia* aux *Trypanoplasma*, comme celui des *Trichomastix* aux *Trichomonas*, par la différenciation du flagelle récurrent en membrane ondulante qui a tendance à s'enfoncer dans le corps creusé en sillon à son niveau. Dans ces formes le pôle morphologique, défini par le point d'insertion des flagelles, qui n'est d'ailleurs déjà plus rigoureusement terminal, coïncide encore avec le pôle physiologique défini par le sens de la locomotion. (Voir p. 433.)

La migration de l'insertion flagellaire, et par conséquent du pôle morphologique, d'avant en arrière jusqu'à l'équateur du corps, réalise le type Dinoflagellé proprement dit.

L'idée de l'origine euflagellée des Dinoflagellés n'est pas nouvelle. Ehrenberg (1873) comprenait *Exuviella* dans le genre *Cryptomonas* et classait *Prorocentrum* dans les Cryptomonadines. Klebs (1884), reconnaissait les affinités des Prorocentracées et des Cryptomonadines et Bütschli

(1885) considérait l'*Oxyrrhis marina* qu'il classait dans les Cryptomonadines comme la souche des Péridiniens, dont les *Hemidinium* seraient la forme la plus primitive.

Mais l'opinion de SENN (1911), qui est aussi celle d'OLTMANS (1904), est que cette souche doit être recherchée non dans des formes aussi différenciées qu'*Hemidinium* et *Oxyrrhis*, mais dans les Prorocentracées qui, malgré de notables différences, confinent aux Cryptomonadines.

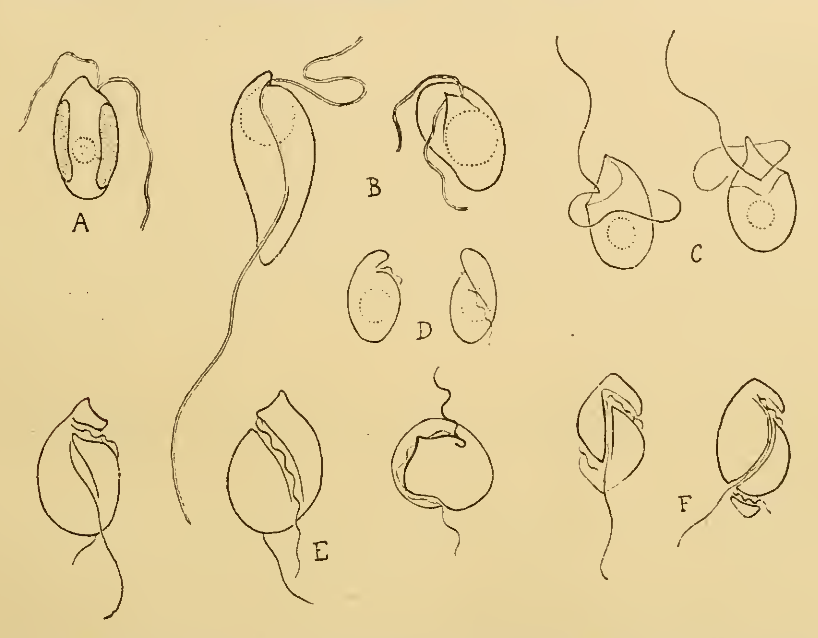


FIG. CLXI. Figures demi-schématiques des différentes spores montrant le passage du type cryptomonadine au type dinoflagellé. A. *Cryptomonas Schaudinni* ; B. *Paradinium* ; C. *Duboscquella* vue de profil et vue de face (d'après DUBOSCQ et COLLIN). C'est aussi le type *Oxyrrhis phaeocysticola* ; D. *Atelodinium microsporum* ; E. spores à rostre (*Syndinium* ou *Atelodinium*), vue de profil, de face et de bout ; F. *Syndinium* à différents degrés de torsion.

Le genre *Oxyrrhis*, avant que SENN (1911) lui eût assuré une place qui paraît définitive dans les Péridiniens avait été classé par BÜTSCHLI (1885) dans les Cryptomonadines, par DELAGE et HÉROUARD (1895) dans les Héteromastigines, à côté des *Bodo*, et par SENN lui-même (*Flagellata* des *natürlichen Pflanzenfamilien* 1900) dans les *Bodonacées*.

L'intéressante série de formes sporales que nous ont offert les *Paradinium*, les *Atelodinium* (y compris nos « spores à rostre »), les *Duboscquella* et les *Syndinium* (fig. CLXI) évoque l'idée d'une filiation conduisant des Cryptomonadines aux Péridiniens. Les « spores à rostre » et les spores

de *Duboscquella* marquent dans cette série le point où il devient difficile de dire si l'on a affaire à l'un ou l'autre groupe, du moins au point de vue des caractères morphologiques. Nous reconnaissons que les caractères cytologiques, spécialement les caractères nucléaires, si importants, sont encore insuffisamment connus chez ces deux formes, de même d'ailleurs que dans les spores des *Paradinium*, où ils peuvent être différents de ceux du plasmode. Ils permettront certainement de préciser la nature et la position systématique de ces organismes.

Blastuloïdæ. — S'il ne nous paraît nullement douteux que les gonosphères de *Neresheimeria* sont des sporanges et non pas des larves, nous ne savons pas quelle est la morphologie des spores. C'est à cause des caractères du plasmode et de sa sporogénèse qui peuvent, nous le reconnaissons, n'être que le fait de convergences, que nous avons étudié *Neresheimeria* auprès des Paradinides. Nous sommes convaincus qu'en ce faisant nous sommes en progrès sur ceux qui classent *Neresheimeria* dans les Mésozoaires.

Dans notre classification elle prendrait place provisoirement, comme type d'une famille, en *incertae sedis* à la suite des Cryptomonadines.

Ellobiopsidæ. — La question de leurs affinités est aussi obscure que celle de *Neresheimeria*. Nous nous trouvons chez ces organismes en présence de structures qui sont tellement aberrantes qu'elles paraissent mettre en défaut le dogme cellulaire lui-même. Nous avons tenté d'interpréter ces structures et acquis pour le moins cette notion qu'elles sont propres aux formes végétatives, aux stades trophiques et qu'elles sont vraisemblablement en rapport avec l'éthologie parasitaire de ces stades. Nous les avons vues, en effet, à l'exemple de ce que nous connaissons chez les *Oodinium* et les *Blastodinium*, récupérer dans les éléments qui se préparent à la sporogénèse, une structure plus normale. Et dans certains de ces éléments (*Parallobiopsis*) la nature flagellée des spores, peut se déduire de l'existence d'un appareil kinétique comme seuls les mastigophores en possèdent. Nous ne pouvons naturellement pas présumer la structure de ces flagellispores qui nous fixera sur les affinités précises des *Ellobiopsidæ*. C'est parce que nous étions bien convaincus avoir affaire à des Flagellés. et que ceux-ci présentaient avec certains de nos Péridiniens stricts (*Oodinium, Apodinium*) des caractères frappants de convergence, dans leur éthologie et leur reproduction, que nous avons cru pouvoir les passer en

revue dans ce mémoire, à la lumière des notions que nous fournissait l'étude de ces Péridiniens.

La place provisoire des *Ellobiopsidæ* nous paraît être aussi en *incertae sedis* à la suite des Cryptomonadines.

Documents Annexes

Faits originaux essentiels et principales notions nouvelles contenus dans ce mémoire

Ce mémoire est non seulement l'exposé de faits originaux, dont une partie, sous une forme très condensée et souvent très incomplète, se trouve déjà publiée dans mes notes préliminaires, mais encore une mise au point d'ensemble, la première qui pouvait être tentée, de la question toute neuve du parasitisme des Péridiniens et de quelques Flagellés plus ou moins affins.

Dans cette mise au point, j'ai rappelé et critiqué, souvent complété par les miennes, des observations, des études faites par un certain nombre d'auteurs : G. Pouchet qui fut notre prédécesseur, V. Dogiel, Caullery, Coutière, Duboscq et Collin, Collin, Paulsen, Nereshei-mer, etc., dont les travaux sont contemporains des miens, ou postérieurs à mes premières notes préliminaires.

J'ai eu le souci constant, dans le cours de ce mémoire, de bien faire le départ de ce qui m'appartient et de ce que j'emprunte aux auteurs.

Mais je crois utile de refaire ici en un tableau très condensé le bilan de ce partage. Ceci d'autant plus que j'ai dû créer pour un certain nombre de formes bien étudiées par d'autres (G. Pouchet, V. Dogiel, Duboscq et Collin, Paulsen) des genres nouveaux auxquels, de par nos règles de nomenclature, mon nom se trouve accolé [1]. Cette disposition a permis trop souvent aux naturalistes de certain acabit de tirer un bénéfice immérité, et d'ailleurs illusoire des travaux d'autrui, pour que je ne cherche point ici à en atténuer l'effet.

Il ne s'agit point de faire un résumé méthodique de ce travail. Sa structure, ses nombreux sommaires hiérarchisés, ses documents annexes m'en dispensent.

[1] Les raisons qui justifient la création de ces genres sont développées p. 25.

I. Monographies des genres et des espèces.

Sont entièrement originales les monographies des genres :

Apodinium, Parapodinium, parasites externes ;

Blastodinium, Schizodinium, parasites intestinaux ;

Syndinium, Atelodinium, parasites cœlomiques ;

Trypanodinium, parasite intracellulaire,

qui constituent, comme l'on voit, une série complète des différentes catégories parasitaires topographiques, et aussi des différents modes éthologiques, série dont les premiers termes furent mis au jour à une époque où un seul cas certain de parasitisme, encore que contesté et non admis par les classiques, était connu chez les Péridiniens. (V. page 4.)

Ces monographies comprennent non seulement la description morphologique et cytologique des organismes, celle de leur cycle évolutif, mais leur étude éthologique. De l'étude des Genres *Apodinium* et *Blastodinium* est dégagée la connaissance d'un mode nouveau de sporulation : *la sporogénèse itérative ou palisporogénèse*, dont le déterminisme et la signification sont analysés dans la partie générale.

Le genre *Blastodinium*, nombreux en espèces, a fourni une série de formes dont la comparaison fait saisir sur le vif une adaptation progessive au parasitisme strict à partir d'organismes à nutrition primitivement holophytique avec retentissements sur les caractères morphologiques, cytologiques et génétique : dépigmentation, passage de la scissiparité à la palisporogénèse, etc. Une étude des relations des espèces entre elles met en lumière la continuité de cette série adaptative.

Passage du parasitisme externe au parasitisme intestinal chez les *Apodinium*. Analyse expérimentale de ce phénomène.

Avec les *Syndinium* j'ai fait connaître pour la première fois chez les Péridiniens l'existence de formes végétatives plasmodiales. Le déterminisme du passage de la condition monoénergide à la condition polyénergide (ou plasmodiale) est analysé aussi dans la partie générale.

Dans les chapitres consacrés aux genres suivants, la part des mes prédécesseurs ou contemporains est à distinguer de la mienne :

Genre *Oodinium*. — Les résultats de l'étude de l'espèce type par Pouchet sont confirmés avec détails originaux complémentaires, notamment cytologiques. Confirmation nécessaire puisque ce cas de parasitisme, le seul anciennement connu chez les Péridiniens, avait été contesté par Bütschli et depuis complètement méconnu.

Rappel et critique des observations de BARGONI et de BROOKS et KELLNER qui avaient étudié des *Oodinium*, mais les avaient rapportés aux Foraminifères ou en avaient fait des larves d'Appendiculaires.

Rappel d'observation de DOGIEL, relation d'obervations inédites de CAULLERY.

Description d'une forme nouvelle, *O. Fritillariae*, et étude des variations de structure de son appareil fixateur.

Considérations sur le parasitisme des *Oodinium*. Relation des espèces entre elles.

GENRE *Gymnodinium*. — Rappel des observations de POCHE sur *G. parasiticum*.

GENRE *Haplozoon*. — La découverte de ces parasites, les faits très intéressants et fort bien observés qui concernent leur morphologie, leur reproduction, sont dus entièrement à V. DOGIEL. Mais je puis m'attribuer sans réserve l'origine de la notion que les *Haplozoon* ne sont point des Mésozoaires (*Catenata* de V. DOGIEL), mais des Péridiniens stricts.

Quoique NERESHEIMER eût défendu mes vues à ce sujet et que DOGIEL s'y soit en partie rallié, les *Catenata* continuaient à être incorporés aux Mésozoaires. POCHE cependant en a fait un ordre spécial de Plasmodromes équivalent aux Flagellés et aux Sporozoaires. Les *Haplozoon* prennent ici la place qui leur revient : celle d'une famille dans le sous-ordre des Gymnodinidés.

Leur reproduction est une palisporogénèse tout à fait comparable à celle des *Apodinium* et des *Blastodinium*.

Leur connaissance reste cependant encore incomplète, parce qu'on ignore la forme de leurs spores.

GENRE *Chytriodinium*. C'est également à V. DOGIEL que l'on doit la découverte de ces parasites. Il a reconnu d'emblée leur nature péridinienne. Son travail est contemporain et indépendant de mes premières notes préliminaires sur les *Blastodinium et les Apodinium*. La connaissance de ces derniers me suggère de certains faits de la morphologie et de l'évolution des *Chytriodinium* (stades initiaux, appareil absorbant) des interprétations différentes de celles de DOGIEL. Je montre, en outre, que ces parasites offrent une palisporogénèse rudimentaire.

GENRE *Paulsenella*. — Découverte et description dues à PAULSEN. Ce parasite ne peut être maintenu dans le genre *Apodinium*, où l'avait placé cet auteur. Spores inconnues.

GENRE *Duboscquella*. — Rappel des observations de LAACKMANN,

GEZA ENTZ *jun.*, LOHMANN, et surtout celles de très précises de DUBOSCQ et COLLIN qui font connaître la reproduction sexuée.

Connaissance prise des documents inédits de DUBOSCQ et COLLIN, je fais des réserves sur l'attribution de ce genre aux Dinoflagellés stricts.

PÉRIDINIENS PARASITES DES RADIOLAIRES. — La connaissance des *Syndinium* me permet d'affirmer d'après les travaux de BRANDT, BORGERT, W. HUTH, sur la reproduction des Thalassicolles, que les phénomènes décrits par ces auteurs sous le nom d'anisosporogénèse « *Schlauchkerngenese* » ou gametogenèse, sont le fait de la présence dans le noyau et dans le cytoplasme de ces Radiolaires, de Péridiniens parasites qui ont les caractères végétatifs, cytologiques, et les spores gymnodiniformes des *Syndinium*.

***

Les genres suivants qui ne sont pas des Péridiniens stricts sont passés en revue dans une section spéciale du mémoire.

GENRE *Paradinium*. — Rappel d'une étude sommaire de POUCHET sans figures, confirmée, et en plus largement complétée ici ; mise en évidence des stades du début de l'évolution, croissance hétérogène du plasmode par foyers de prolifération ou blastodes, plasmode en attente de sporulation (plasmode quiescent). Caractères cytologiques qui distinguent ce plasmode du plasmode homogène des *Syndinium*. Existence d'un filoplasmode et de stades amiboïdes avant la sporulation. Morphologie des spores (type *Cryptomonas*).

Cette étude complétée par celle du genre voisin *Atelodinium*, qui constitue avec *Paradinium* la famille des Paradinides, montre le passage très ménagé par la morphologie des spores, du type Cryptomonadine (*Chrysomonas*) au type Dinoflagellé.

GENRE *Neresheimeria*, découvert par LOHMANN, bien étudié par NERESHEIMER, et considéré par lui comme le type de l'ordre des *Blastuloidea* dans les Mésozoaires. M'appuyant tant sur la description de l'auteur, que sur mes propres observations, j'aboutis à cette hypothèse que *Nersheimeria* tel qu'il est compris par NERESHEIMER serait un complexe formé par un organe de l'hôte (la plaque syncytiale de *Fritillaria pellucida*, signalé ici pour la première fois) et le parasite lui-même. Celui-ci n'est point constitué par un feuillet cellulaire, mais par un plasmode et ses articles creux ne sont pas des larves, mais des éléments présporaux

qui doivent se résoudre en flagellispores. Tous ces caractères rapprochent *Neresheimeria* des Paradinides.

Amœbophrya sticholonche dont Neresheimer fait aussi un Mésozoaire Blastuloïde est d'un type structural très différent.

Les Ellobiopsidés : Genres *Ellobiopsis* Caullery, *Staphylocystis* Coutière, *Ellobiocystis* Coutière, *Parallobiopsis* B. Collin, sont passés en revue dans ce mémoire à cause de ceux de leurs caractères (appareil de fixation, palisporogénèse) qui rappellent certains Péridiniens parasites, mais qui ne sont en réalité, ces auteurs l'ont reconnu eux-mêmes, que de convergence. Résumé des observations des auteurs nommés ci-dessus et discussions relatives à certaines interprétations cytologiques.

II. Partie générale.

Un essai de synthèse où entrent en jeu les faits originaux ou d'emprunt qui constituent la substance des monographies, et nombre d'autres tirés de nos connaissances sur les protistes, de la cytologie générale, de l'éthologie, et où sont mises en cause des théories, des hypothèses et des spéculations, ne peut être résumé ici, car cet essai est proprement le développement des conclusions de ce mémoire. Le plan du début et les sommaires des chapitres indiquent au lecteur la nature des questions traitées et le sens des conclusions.

J'attirerai cependant l'attention sur les paragraphes relatifs aux modes du parasitisme, aux adaptations, à la palisporogénèse et à la dystomie hypertrophique.

Liste des hôtes des Péridiniens parasites et organismes affins

Les parasites signalés par une astérisque sont les Péridiniens stricts. Les autres parasites appartiennent à la catégorie des flagellés présentant avec les Péridiniens des affinités probables ou possibles.

PROTISTES

Diatomées

Groupe	Hôte	Habitat	Parasite
	Chaetoceras sp.	Extérieur	**Paulsenella* (nov. gen.) *chaetoceratis* (PAULSEN) (p. 320).

Radiolaires

Groupe	Hôte	Habitat	Parasite
Thalassicollidæ	*Thalassicolla nucleata* JOH MÜLLER	Noyau et cytoplasme intracapsulaire	**Syndinium* (?) CHATTON (p. 327 et suiv.).
	— *spumida* —	—	— — —
Sphærozoïda	*Sphærozoum* sp.	Cytoplasme extracapsul.	**Gen? sp?* (p. 327 et suiv.).

Flagellés

Groupe	Hôte	Habitat	Parasite
Chrysomonadines.	*Phæocystis Poucheti* (HARIOT)	Cavité de la colonie	*Gen?* (*non Oxyrrhis*) *phæocysticola* SCHERFFEL (p. 9).

Ciliés

Groupe	Hôte	Habitat	Parasite
Tintinnides	*Cyttarocylis Ehrenbergi* CL. et L.	Cytoplasme	*Duboscquella* (nov. gen.) *tintinnicola* (LOHMANN) (p. 322).
	Tintinnopsis campanula CL. et L.	—	— — — —
	et peut-être plusieurs autres espèces	—	— — — —

MÉTAZOAIRES

CŒLENTÉRÉS

SIPHONOPHORES

Hôte	Habitat	Parasite
Halistemma tergestinum CLS	Cavité gastro-vasculaire	**Gymnodinium* (*Oxyrrhis*) *parasiticum* (POCHE) (p. 86).
Monophyes gracilis CLS	—	— — — (p. 86).
Cucubalus Kochi WILL.	—	— — — (p. 86).
Gen. sp. ind.	Ectoderme	**Oodinium Poucheti* LEMM. (p. 27).

ECHINODERMES

Crinoïdes

Hôte	Habitat	Parasite
Antedon rosaceus	Intestin	**Prorocentrum micans* EHRBG. (p. [illegible])

Stellérides

Hôte	Habitat	Parasite
Echinaster sepositus	Intestin	**Prorocentrum micans* EHRBG. (p. 5)[1].

MOLLUSQUES

Ptéropodes

Hôte	Habitat	Parasite
Criseis acicula	Cavité palléale	**Oodinium sp.* CHATTON (p. 50).
Ptéropode ind.	Ext ?	**Oodinium sp.* DOGIEL (p. 48).

VERS

Turbellariés

Hôte	Habitat	Parasite
Planaire gen ? sp ?	Intestin	**Gymnodinium fuscum* PERTY (p. 85).

1. Cette forme douteuse en tant que parasite n'a été mentionnée que dans l'historique ou à propos d'autres formes, mais n'a point fait l'objet d'un chapitre spécial.

Polychètes

Alciopidae	*Alciope* sp.	Extérieur	**Oodinium sp.* DOGIEL (p. 48).
Ophelidae	*Travisia (Ophelia) Forbesi* JOHNST	Tube digestif	**Haplozoon armatum* DOGIEL (p. 258).
Maldanidae	*Clymene (Nichomache) lumbricalis* (auct?)	— —	— *lineare* — (p. 264).
	Gen. sp. ind.	— —	— *delicatulum* — (p. 266).
	Gen. sp. ind.	— —	— *macrostylum* — (p. 268).
	Clymenella torquata	— —	— *clymenellæ* CALKINS (p. 270).
Aricidae	*Aricia norvegica* M. SARS	— —	— *ariciae* DOGIEL (p. 267).
Terebellidae	*Terebellides Strömii* M. SARS	— —	— *obscurum* — (p. 269).
Spionidæ	*Scolelepis fuliginosa*	— —	— *sp.* MESNIL (p. 270).

TUNICIERS

Appendiculaires

Fritillaria pellucida BUSCH	Extérieur	**Oodinium fritillariae* CHATTON (p. 38).
— — —	Extérieur et pharynx	**Apodinium mycetoides* CHATTON (p. 59).
— — —	Cavité génitale	*Neresheimeria paradoxa* (NERESHEIMER) (p. 366)
— — —	— —	— *catenata* (NERESHEIMER) (p. 366).
— *formica* FOL.	Extérieur et pharynx	— *paradoxa* — (p. 366).
— *sargassi*	— —	— — — (p. 366).
— *haplostoma* FOL.	— —	— — — (p. 366).
Oikopleura dioïca FOL.	Extérieur. Queue	**Oodinium Poucheti* (LEMMERMANN) (p. 27).
— — —	— —	**Parapodinium stylipes* n. sp. (p. 84).
— *cophocerca* GEGENB.	— —	**Apodinium rhizophorum* CHATTON (p. 77).
— *tortugensis*	— —	**Oodinium appendiculariae* (BROOKS et KELLNER) (p. 50).

Salpes

Salpa democratica	Cavité branchiale	**Oodinium amylaceum* (BARGONI) (p. 43).
— *mucronata*	— —	— — — (p. 43).

CRUSTACÉS

Crustacés indéterminés (Copépodes ?).	Œufs	* *Chytriodinium roseum* DOGIEL (p. 311).
— — —	—	— *affine* DOGIEL (p. 315).
— — —	—	— *parasiticum* DOGIEL (p. 317).
— — —	—	* *Trypanodinium ovicola* CHATTON (p. 325).

Copépodes

GYMNOPLEA...			
Calanidae	*Calanus helgolandicus* CL.	Ext. Antennes Céphalothorax	*Ellobiopsis Chattoni* CAULLERY (p. 384).
	— *finmarchicus* GÜNNER	— —	— — — (p. 384).
	— — —	Estomac	* *Blastodinium contortum var. hyalinum* CHATTON (p. 193).
	— — —	Cavité générale	**Syndinium sp.* APSTEIN (p. 308).
	— — —	— —	*Paradinium* [?] *sp.* APSTEIN.
	— *hyperboreus* KRÖYER	— —	— [?] —
	Paracalanus parvus CL.	Estomac	**Blastodinium spinulosum* CHATTON (p. 92).
	— — —	—	— *crassum* CHATTON (p. 121).
	— — —	—	— *contortum* CHATTON (p. 175).
	— — —	—	— *contortum var. hyalinum* CHATTON (p. 193).
	— — —	—	**Blastodinium crassum var. inornatum* n. var. (p. 135).
	— — —	Cavité générale	**Syndinium turbo* CHATTON (p. 292).
	— — —	— —	*Atelodinium microsporum* n. sp. (p. 353).
	— — —	— —	— *parasiticum* n. sp. (p. 355).
	Calocalanus styliremis GIESBR.	Estomac	**Blastodinium contortum* CHATTON (p. 175).
	— — —	—	— *crassum* CHATTON (p. 121).

	Clausocalanus furcatus G. BRADY	—	— *spinulosum* CHATTON (p. 92).
	— — —	—	— *crassum* CHATTON (p. 121).
	— — —	—	— *crassum var. inornatum* n. var. (p. 135).
	— — —	—	**Blastodinium contortum* CHATTON (p. 175).
	— — —	—	— *contortum var. hyalinum* CHATTON (p. 193).
	— — —	—	**Blastodinium Pruvoti* CHATTON (p. 149).
	— — —	Cavité générale	**Syndinium sp.* CHATTON (p. 307).
	— *arcuicornis*	Estomac	**Blastodinium spinulosum* CHATTON (p. 92).
		—	— *crassum* CHATTON (p. 121).
	— —	—	— — *var. inornatum n. var.* (p. 135).
	— —	—	**Blastodinium contortum* CHATTON (p. 175).
	— —	—	— *contortum* var. *hyalinum* CHATTON
	— —		(p. 193).
	— —	—	**Blastodinium Pruvoti* CHATTON (p. 149).
	— —	Cavité générale	**Syndinium* sp. CHATTON (p. 307).
	— —	—	Paradinide Indéterminé (p. 361).
	Pseudocalanus CL. *sp.*	Estomac	**Blastodinium contortum var. hyalinum* CHATTON (p. 193).
	— — —	Ext. Ant. Cephalothorax.	*Ellobiopsis* CAULLERY sp. (p. 384).
	Scolecithrix Bradyi GIESBR.	Estomac	**Blastodinium elongatum* CHATTON (p. 172).
Centropagidae	*Centropages* sp.	—	— *contortum var. hyalinum* CHATTON (p. 193).
	— *typicus* KRÖYER	Cavité générale	*Paradinide indéterminé CHATTON (p. 362).
	Temora stylifera	Estomac	**Blastodinium sp. α* CHATTON (p. 202).
Pontellidae	*Acartia clausi* GIESBERCHT	—	— *contortum* CHATTON (p. 175).
	— —	—	*B. contortum var. hyalinum* CHATTON (p. 193).
	— —	Cavité générale	*Paradinium Poucheti* (p. 339).
PODOPLEA			
Cyclopidae	*Oithona similis* CLAUS	Estomac	**Blastodinium oviforme* CHATTON (p. 139).
	— — —	Cavité générale	**Syndinium* sp. CHATTON v. fig. 151 *bis*, pl. XIII.
	— *plumifera* BAIRD	Estomac	**Blastodinium oviforme* CHATTON (p. 139).
	— — —	Cavité générale	*Paradinide ind.* CHATTON (p. 360).
	— *nana* GIESBR.		**Blastodinium oviforme* CHATTON (p. 139).
	— — —	Œufs	**Trypanodinium ovicola* CHATTON (p. 325).
Oncaeidae	*Oncaea media* GIESBRECHT	Estomac	**Blastodinium Mangini var. oncaeæ* CHATTON (p. 166).
	— *minuta* —	—	**Blastodinium Mangini var oncaeæ n. var.* CHATTON (p. 166).
Corycaeidae	*Corycella rostrata* (CLAUS)	—	**Blastodinium Mangini* CHATTON (p. 161).
	— — —	—	**Schizodinium sparsum* CHATTON (p. 251).
	Corycoeus venustus DANA	—	**Blastodinium navicula* CHATTON (p. 169).
	— — —	—	**Syndinium turbo* CHATTON (p. 292).

Thoracostracés

	Nebalia bipes O. FABR.	Ext^r. Appendices	*Parallobiopsis Coutieri* B. COLLIN (p. 395).

Malacostracés

Mysidacae	*Antarctomysis maxima* J.-B. HANSEN	Appendices	*Ellobiopsis mysidarum* COUTIÈRE (p. 394).
	Sergestes sp.	—	— *tenuis* COUTIÈRE (p. 394).
Pasiphaeidae	*Pasiphaea sivado* RISSO	—	— — — (p. 394).
	— *cristata* BATE	Abdomen	*Staphylocystis racemosus* COUTIÈRE (p. 388).
	— *tarda* KRÖYER	—	— — — (p. 388).
	Systellaspis debilis A.-M. EDW.	Appendices	*Ellobiocystis caridarum* COUTIÈRE (p. 390).
	Gen. sp.	—	— — — (p. 390).
Hoplophoridae	*Acantephyra pulchra* A.-M. EDW.	—	— — — (p. 390).
	— *purpurea* A.-M. EDW.	—	— — — (p. 390).
	— — —	—	— *villosus* — (p. 393).
	— — —	—	— *tuberosus* — (p. 393).
	— — —	—	— *filicollis* — (p. 394).
	— — —	—	— *catenatus* — (p. 394).

Liste des coupures systématiques nouvelles [1]

Familles des *Blastodinidae*, *Apodinidae*, *Haplozoonidae*, *Oodinidae*, *Syndinidae*, *Duboscquellidae* — dans le sous-ordre des *Gymnodinea* (Dinoflagellés).

Paradinidae, *Blastuloïdae*, *Ellobiopsidae* — provisoirement dans le sous-ordre des *Cryptomonadinea* (Euflagellés).

Genres : *Parapodinium* (*Apodinidae*)
Paulsenella (—)
Duboscquella (*Duboscquellidæ*)
Atelodinium (*Paradinidae*).

Espèces : *Parapodinium stylipes.*
Atelodinium microsporum.
— *parasiticum.*

Variétés : *Blastodinium crassum inornatum.*
— *Mangini oncaæ.*
— *contortum hyalinum.*

Explication de quelques termes spéciaux

Blastode. Un des lots du plasmode des *Paradinidæ* où les noyaux sont encore capables de se diviser, par opposition au *plasmode quiescent* où les noyaux ont perdu cette capacité (V. p. 342).

Blastotrophisme, V. parasitisme.

Bodonispore, V. dinospore.

Chylotrophisme, V. parasitisme.

Dinokaryon désigne le type structural propre au noyau des Dinoflagellés stricts, caractérisé par de nombreux chromosomes généralement décomposables suivant leur longueur en chromomères, l'absence de membrane nucléaire, et le peu d'importance du caryosome (V. p. 424) par opposition au *protokaryon* et au *mesokaryon,* noyaux du type vésiculeux à membrane individualisée, à chromosomes non décomposables en microsomes à caryosome généralement volumineux. (V. Chatton 1910 *d*). A ce type structural statique, est lié ce mode spécial de caryodiérèse que l'on peut appeler *dinomitose,* caractérisé par le défaut du stade de plaque équatoriale. Mais ce caractère n'est pas absolument général.

Dinospore. Flagellispore ayant la structure typique d'un dinoflagellé par opposition par exemple à la *bodonispore,* qui a la structure d'une Hétéromastigine (*Bodo*).

Dystomie hypertrophique, inhibition des scissions cytoplasmiques c'est-à-dire le *défaut de dissociation des énergides,* sous l'influence d'une hypernutrition, soit phagocytaire, soit parasitaire et qui aboutit à un état bi-quadri-nucléé ou plasmodial (V. p. 420, 421, 422).

Gonocyte, V. palisporogénèse.

Gonomère, V. trophomère.

Gonosphère. Une portion détachée du plasmode des *Paradinidae,* et évacuée de l'hôte, qui sporule à l'état libre sous une enveloppe géliflée (V. p. 347).

Histotrophisme, V. parasitisme.

Lymphotrophisme, V. parasitisme.

Palisporogénèse ou *sporogénèse itérative.* Production de poussées successives de spores à partir d'une même cellule, par scissions périodiques de celle-ci en deux cellules hétérodynames : le *trophocyte* qui reste longtemps indivis et s'accroît et le *gonocyte* qui se divise et forme des *sporocytes* qui donneront eux mêmes des spores. La *période sporogénétique* est le temps qui s'écoule entre deux divisions successives du trophocyte, exprimé d'une manière relative par le nombre de scissions que le gonocyte a effectué pendant ce temps. Exemple : la période est 5 veut dire qu'il y a eu 5 scissions du gonocyte, soit 32 sporocytes produits entre deux scissions du trophocyte. (V. p. 69, 101, 148, 261, 274, 315, 432.)

1. A l'exclusion de celles qui ont été établies dans les notes préliminaires (pour faciliter la tâche des auteurs de répertoires).

Parasitisme. Les divers modes de parasitisme des Péridiniens (compte tenu à la fois du siège du parasite et de son mode de nutrition) ont été définis de la manière suivante :

Le *parasitisme chylotrophe* ou chylotrophisme est celui des formes intestinales qui n'ont point de rapports immédiats avec l'hôte, et se nourrissent uniquement par osmose du chyle de celui-ci. (*Blastodinium, Schizodinium*).

Le *parasitisme histotrophe* ou *blastotrophe* (*histo-* ou *blastotrophisme*) est celui des formes qui quelque soit leur siège, tirent au moins une partie de leurs nutriments des tissus ou des cellules de l'hôte. Il est *médiat* quand le parasite siège à l'extérieur des tissus ou des cellules et leur emprunte par un appareil absorbant (*Oodinium, Apodinium, Paulsenella*). Il est *immédiat* quand le parasite siège dans les tissus ou les cellules et absorbe par toute sa surface (*Duboscquella, Trypanodinium*). Le cas des *Chytriodinium* est intermédiaire entre ces deux-là. Le blastotrophisme peut s'associer au chylotrophisme (*Haplozoon*).

Le *parasitisme lymphotrophe* (*lymphotrophisme*) est celui des formes qui vivent en pleine lymphe de l'hôte sans s'attaquer immédiatement aux cellules ou aux tissus (*Syndinium, Paradinidae*).

Le *phototrophisme* est le mode de nutrition (dit aussi *holophytique*) des végétaux à pigments assimilateurs et qui subsiste encore chez quelques Péridiniens incomplètement adaptés au parasitisme (*Schizodinium, Blastodinium*) où il est associé au chylotrophisme. (V. p. 407 et suiv.)

Plasmode quiescent, V. blastode.

Plasmodendrites. Les tractus cytoplasmiques, résidus fusoriaux, qui chez les *Blastodinium* pénètrent les masses nucléaires du trophocyte au repos et s'y ramifient, constituant une sorte de réseau trophique. (V. p. 211.)

Période sporogénétique (v. palisporogénèse).

Phototrophisme, V. parasitisme.

Protokaryon, V. dinokaryon.

Sporogénèse itérative, v. palisporogénèse.

Sporocyte, V. palisporogénèse.

Trophocyte, V. palisporogénèse.

Trophomère. L'article à structure plasmodiale qui, chez les *Blastuloïdæ* (*Neresheimeria*) ou les *Ellobiopsidæ*, est fixé à l'hôte et fonctionne comme le trophocyte dans la palisporogénèse des Dinoflagellés, par opposition aux *gonomères*, articles qui se séparent du trophomère par cloisonnement, puis se détachent et sporulent.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Les travaux signalés par une astérisque sont ceux qui concernent les organismes qui font l'objet dans ce mémoire d'une étude monographique : Péridiniens parasites et formes affines.

1906. APSTEIN (C.). *Pyrocystis lunula* und ihre Fortpflanzung. (*Wiss. Meeresunters. Kiel Abt.* IX, p. 261-271, 1 pl.)

1910. — Knospung bei *Ceratium tripos var subsalsa.* (*Int. Rev. der. g. H. u. H.* III, p. 34-37.)

*1911 *a.* — Parasiten von *Calanus finmarchicus.* (*Wiss. Meeresunters. Kiel Abth.-* Kiel., N. F. XIII, p. 205-223.)

1911 *b.* — Biologische Studie über *Ceratium tripos* var. *subsalsa* OSTF. (*Wiss. Meeresunters. Kiel Abt*, Kiel, N. F. XII, p. 135-162.)

*1894. BARGONI (E.). Di un Foraminifero parassita nelle salpe (*Salpicola amylacea* n. g., n. sp.) e considerazioni sui corpusculi amilacei dei Protozoi superiori. (*Ricerche fatte nel laboratorio di anatomia normala della R. Universita de Roma*, IV. p. 43-64, pl. III-IV.)

1910. BATAILLON (E.). — L'embryogénèse complète provoquée chez les amphibiens par piqûre de l'œuf vierge. Larves parthénogénétiques de *Rana fusca.* (*C. r. Ac. Sc.* CL, p. 996-998.)

*1888. BATE (C.-S.). Report on the Crustacea macrura. (*The voyage of H. M. S. Challenger. Zool.*, XXIV, p. 942, 150 pl.)

1887. BERGH (S.-R.). Ueber den Theilungsvorgang bei den Dinoflagellaten. (*Zool. Jahrbücher* II, p. 73-87, pl. V.)

1898. BLANC (H.). Plancton nocturne du lac Léman. (*Bull. Soc. vaud. sc. nat.* XXXIV.)

1897. BORGERT (A.). Beiträge zur Kenntniss des in *Sticholonche zanclea* und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten (Spiralkörper Fol, *Amœbophrya* Köppen). (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* LXIII, p. 140-186, pl. VIII.)

*1900. — Untersuchung über Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* I Teil. (*Zool. Jahrb.*, *Abt. f. Anat. n. Ontong.* der Tiere XIV, Heft 2, et *Arch. f. Protistenk.* XIV. Heft 2.)

*1909. — Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha Scolymantha* II Teil. (*Arch. f. Protistenk.* XIV, Helt 2.)

1910. — Kern und Zelltheilung bei marinen Ceratienformen (*Arch. f. Protistenk.* XX.)

1907. BOTT (K.). Ueber die Fortpflanzung von *Pelomyxa palustris*. (*Arch. f. Protistenk.* VIII, p. 120-159, pl. III-IV.)

1895. BOUTAN (L.) et RACOVITZA (E.-G.). Sur la pêche pélagique en profonaeur (*C. R. Ac. Sc.* CXXI, p. 174.)

1886. BOVIER-LAPIERRE (E.). Observations sur les Noctiluques (*C. r. s. Biol.* décembre.)

1883. BRADY. Report on Copepoda. (*Zool. Challenger Exp.* VIII.)

1883. BRANDT (K.). Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren. (*Mitth. d. Zool. Station Neapel.* Bd. IV. p. 191-302).

1885. — Die Kolonienbildenden Radiolarien (Sphaerozoen) des Golfes von Neapel. (*F. und. F. des Golfes v. Neapel* XIII.)

1890. — Neue Radiolarienstudien. (*Mitteil. d. Vereins Schleswig-Holstein Arzte* Heft 12.)

1895. — Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. 1. Untersuchungen über den hydrostatischen Apparat von Thalassicollen und kolonienbildenden Radiolarien. (*Zool. Jahrb.* Bd. 9. Heft 1.)

*1902. — Beiträge zur Kenntniss der Colliden (*Arch. f. Protistenk.* I, Heft 1.)

*1905. — Beiträge zur Kenntniss der Colliden (*Arch. f. Protistenk.* VI, Heft. 3.)

*1908. BROOKS (W.) et KELLNER (C.). On *Oikopleura tortugensis*, a new Appendicularian from the tortugas, Florida, with notes on its embryology. (With a note on a species of *Gromia* (*G. appendiculariae*) (Pel. tun. of. Gulfstream. 4.) *Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Institution of Whasington* D. D. 1. (*Carnegie Inst. Pub.* N° 102, p. 189-94, 5 pl.)

1908. BREEMEN HAAG (Van). Copepoden in Nordischen Plankton. Kiel et Leipzig.

1885. BÜSTCHLI (O.). Glycogen in the Protozoa. (*Zeitschr. für Biologie* XXI, p. 603-612.)

1885. — *Protozoa* in Bronn's Thierreich. Leipzig.

1885. BÜTSCHLI (O.) et ASKENASY (E.). Einige Bemerkungen über gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca. (*Morph. Jahrb.* X, p. 529-577, pl. XXVI et XXVIII, 4 fig.)

1899. CALKINS (G.-N.). Mitosis in *Noctiluca miliaris* and its bearing on the nuclear relations of the Protozoa and Metazoa. (*Journ. of. Morphol.* XV, p. 711-772.)

*1915. — *Microtœniella clymenellæ*, a new genus and new species of colonial gregarines (*Biol. Bull.* XXIX, p. 46-49.)

1892. CANU (E.). Les Copépodes du Boulonnais. Morphologie, embryologie, taxonomie (*Trav. lab. Wimereux* VI.)

*1910 *a*. CAULLERY (M.). Sur un parasite de *Calanus helgolandicus* Cl., appartenant probablement aux Péridiniens. (*Ellobiopsis Chattoni* n. g., n. sp. (*Verh. intern. Zool. Kongr.* Iéna 1910 [1912], p. 440-442.)

*1910 *b*. — *Ellobiopsis Chattoni n. g., n. sp.* parasite de *Calanus helgolandicus* Claus, appartenant probablement aux Péridiniens. (*Bull. Sc. France-Belgique* XLIV, p. 201-214, pl. V.)

1898. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). Sur une Grégarine cœlomique, présentant dans son cycle évolutif une phase de multiplication asporulée. (*C. r. Acad. Sc.* CXXVI, p. 1669-1672.)

1900. — — Sur un mode particulier de division nucléaire chez les Grégarines (*Arch. Anat. micr.* LIII, p. 146-167, pl. IX.)

1905. — — Recherches sur les Haplosporidies (*Arch. Zool. exp. et gén.* [4[e] sér.], IV, p. 101-181, pl. XI-XIII.)

1909. CEPÈDE (C.) et POYARKOFF (E.). Sur un infusoire astome, *Cepedella hepatica* Poyarkoff, parasite du foie des *Cyclas* (*C. carneum* L.) (*Bull. Sc. France-Belgique*, Paris XLIII, p. 463-475, pl. IV.)

1910. CEPÈDE (C.). Recherches sur les Infusoires astomes (*Arch. Zool. exp. et gén.* XLIII.)

*1882. CERTES (A.). Note sur les parasites et commensaux de l'huître. (*Bull. Soc. Zool. France* VII.)

*1906 *a*. CHATTON (E.). Les Blastodinides, ordre nouveau de Dinoplagellés parasites. (*C. R. Acad. Sc. Paris.* CXLIII, p. 981-983, 10 déc.)

1906 *b*. — La biologie, la spécification et la position systématique des *Amœbidium*. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. 4] V, N. et R., p. XVII-XXI.)

1906 *c*. — La morphologie et l'évolution de l'*Amœbidium recticola n. sp.* commensal des *Daphnies*. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [4[e] sér.] V, *N.* et *R.*, XXXIII-XXXVIII.)

*1907. — Nouvel aperçu sur les Blastodinides (*Apodinium mycetoïdes n. g., n. sp.*) (*C. R. Ac. Sc.* Paris CXLIV, p. 282-285.)

*1908 *a*. — Note préliminaire sur trois formes nouvelles du genre *Blastodinium* Chatton. (*Bull. Soc. Zool. France* XXXIII, p. 134-137.)

1908 *b*. — Sur la reproduction et les affinités du *Blastulidium pœdophtorum* Ch. Pérez. (*C. R. Soc. Biol. Paris* LXIV, p. 34-36.)

*1910 *a*. — Sur l'existence de Dinoflagellés parasites cœlomiques. Les *Syndinium* chez les Copépodes pélagiques. (*C. r. Ac. Sc.*, CII, p. 654-656.)

*1910 *b*. — *Paradinium Poucheti n. g., n. sp.*, flagellé parasite d'*Acartia Clausi* Giesbrecht (Copépode pélagique) (*C. r. Soc. Biol. Paris*, LXIX, p. 341-343).

1910 *c*. — Le kyste de Gilruth dans la muqueuse stomacale des ovidés. (*Arch. Zool. exp. et gén.* S. V, V. (N. et R.), p. CXIV-CXXIV.)

1910 *d*. — Essai sur le noyau et la mitose chez les Amœbiens. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5[e] sér.] V, p. 267-337.)

*1911 *a.* — Sur divers parasites des Copépodes pélagiques observés par M. Apstein. (*Paris C. R. Ac. Sc.* CLII, p. 631-633.)

1911 *b.* — Ciliés parasites des Cestes et des Pyrosomes : *Perikaryon cesticola n. g., n. sp.* et *Chonchophrys Davidoffi n. g., n. sp.* (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5e sér.] VIII, *N. et R.* p. VIII-XX.)

*1912. — Diagnoses préliminaires de Péridiniens parasites nouveaux. (*Bull. Soc. Zool. France* XXXVII, p. 85-93.)

1913. — *Orchitosoma parasiticum n. g., n. sp.*, parasite à trois feuillets rudimentaires de *Paracalanus parvus* Cl. (*C. r. Acad. Sc.* CLVII, p. 142-144.)

*1914 *a.* — Transformations évolutives et cycliques de la structure péridinienne chez certains Dinoflagellés parasites. (*C. R. Ac. Sc. Paris* CLVIII, p. 192-195.)

1914 *b.* — L'autogénèse des nématocystes chez *Polykrikos Schwartzi.* Bütsch. (*C. R. A. Sc.* CLVIII, p. 434-437, fig.).

1914 *c.* — Les cnidocystes du Péridinien *Polykrikos Schwartzi* Bütschli. Structure, fonctionnement, autogénèse, homologies. (*Arch. Zool. exp. et gén.* LIV, p. 157-194, pl. IX.)

1911. Chatton (E.) et Krempf (A.). Sur le cycle évolutif et la position systématique des protistes du genre *Octosporea* Flu, parasites des muscides. (*Bull. Soc. Zool. France* XXXVI, p. 172-179.)

1903. Chun (C.). Aus den Tiefen des Weltmeeres. (Iena, G. Fischer.)

1865. Clark (H.-J.). Proofs of the animal nature of the Cilio-flagellate Infusoria, based upon investigations of the structure and physiology of one of the Peridinia (*Peridinium cypripedium* nov. spec.). (*Annals of the nat. hist.*) [3e série] Vol. XVI, p. 270-279, pl. XII.)

1873. Cienkowsky (L.). Ueber *Noctiluca miliaris* sur. (*Arch. mikr. Anat.* IX, p. 47-61, pl. III-V.)

1911. Collin (B.). Etude monographique sur les Acinétiens. I. Recherches expérimentales sur l'étendue des variations et les facteurs tératogènes. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. V], VIII, p. 421-497, pl. X et XI.)

1912. — Etude monographique sur les Acinétiens. II. Morphologie, physiologie systématique. (*Arch. Zool. exp. et gén.* LI, p. 1-457, pl. I-VI.)

*1913. — Sur un Ellobiopside nouveau parasite des Nébalies (*Parallobiopsis Coutieri n. g., n. sp.*) (*C. R. Ac. Sc.* T. CLVI, p. 1332-1333.)

*1911 *a.* Coutière (H.). — Sur les *Ellobiopsis* des crevettes bathypélagiques. (*Paris, C. R. Ac. Sc.* CLII, p. 409-411.)

*1911 *b.*— Les Ellobiopsidae des crevettes bathypélagiques. (*Bull. Sc. France-Belgique.* Paris XLV, p. 186-206, pl. VIII.)

*1891. Cuénot (L.). Protozoaires parasites et commensaux des Echinodermes (Note préliminaire) (*Rev. Biol.* III, p. 285-300, pl. V.)

1888. Daday (Eug.). Systematische Uebersicht der Dinoflagellaten des Golfes von Neapel. (*Termesz. Füzetek*, XI. Budapest.)

1908. Dakin (W.-J.). Notes on the Alimentary Canal and Food of the Copepoda. (*I. R. d. g. H. H.* I. p. 772.)

1905. Damas (D.). Notes biologiques sur les Copépodes de la mer norvégienne. (*Publ. Int. expl. mer.* XXII.)

1846. Dana (J.-D.). Notice on some genera of Cyclopacea. (*Ann. Mag. Nat. Hist.* XVIII, p. 181-185.)

1888. Dangeard (P.). Les Péridiniens et leurs parasites. (*Journal de Botanique* II.)

1892. — (P.). La nutrition animale des Péridiniens. (*Le Botaniste* II, p. 7-27, pl. I-II.)

1895. Delage (Y.) et Herouard (E.). La cellule et les protozoaires. *in* Traité de Zoologie concrète. Paris. Schleicher.

1909. Delcourt (A.). Recherches sur la variabilité du genre *Notonecta* (contribution à l'étude de la notion d'espèce). (*Bull. Sc. France-Belgique* XLIII, p. 373-461.)

1909. Dobell (C. Clifford). Some observations on the Infusoria parasitic in Cephalopoda. (*Q. J. Microscop. Sc.* LIII, p. 183-199, pl. I.)

1900. Doflein (F.). Zell-und Protoplasmastudien. I. Heft : Zur morphologie und physiologie der Kern-und Zelltheilung. Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen. (*Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. und. Ontog.* XIV, p. 1-60.)

1901. — Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. IV. Zur Morphologie und Physiologie der Kern nud Zelltheilung. (Nach Untersuchungen an *Noctiluca* und anderen Organismen). (*Zool. Jahrb.*. Abt. Anat. XIV, p. 1-61, pl. I-IV.)

*1906 *a*. Dogiel (V.). *Haplozoon armatum n. gen., n. sp.*der Vertreter einer neuen Mesozoa-gruppe. (*Zool. Anz.* XXX, p. 895-899.)

*1906 *b*. — Beiträge zur Kenntniss der Peridineen. (*Mitt. aus. der Zool. St. zu Neapel* XVIII, p. 1-45, pl. I-II.)

*1908. — *Catenata* eine neue Mesozoengruppe. (*Zeits. f. wiss.Zool.* LXXXIX, p. 417-487, pl. XXVI-XXVIII.)

*1910. — Untersuchungen über einige neue Catenata. (*Zeits. f. wiss. Zool.* XCIV, pl. 400-446, pl. XIII-XIV.)

*1910. Duboscq (O.) et Collin (B.). Sur la reproduction sexuée d'un protiste parasite des Tintinnides. (*C. R. Ac. Sc.* CLI, p. 340-341.)

1841. Dujardin (F.). Histoire naturelle des Zoophytes infusoires. (Paris, Roret).

1830. Ehrenberg (C.-G.) Beitrag zur Kenntniss der Infusorien und ihren geographische Verbreitung besonders in Sibirien. (*Abhandl. der Berl. Akad. a. d. J.* p. 38.)

1831. — Ueber die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionsthiere. (*Abhandl. der. Berl. Akad. a. d. J.*, p. 74.)

1873. — Ueber das Leuchten und über neue mikroskopische Leuchthiere des Mittelmeers. (*Festschrift Z. Feier des* 100 *jährigen Bestehens d. Gesell. naturf. Freunde zu Berlin.*)

1838. — Die Infusionthierchen als volkommene Organismen. Berlin.

1905. Entz (G.). jun. Beiträge zur Kenntnis der Peridineen *in Math. Nat. Ber. Ungarn.* Bd. XX, p. 96-144.

*1909. — Studien über Organisation und Biologie der Tintinniden. (*Arch. f. Protistenkunde*, XV, p. 93-226, pl. VIII-XXI.).

1906. Esterly (C.-O.). Some observations on the nervous system of Copepoda. (*Berkeley, Univ. Cal. pub. Zool.* III, pl. I-XIII.)

1911. — Diurnal migrations of *Calanus finmarchicus* in the san Diego Region during 1909. (*Int. Rev. d. ges. Hydrob. Orig.* IV, p. 140-151.)

1909. Fage (L.). Etude de la variation chez le rouget (*Mullus barbatus* L., *M. surmuletus* L.) (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. 5], I, p. 389-445.)

1911. Farran (G.-P.). Plankton from Christmas Island Indian Ocean. I. On Copepoda of the Family Corycœidœ. (*Procced. of. Zool. Soc. of London* p. 282-295, 4 pl.)

1872. Fol (H.). Etudes sur les appendiculaires du détroit de Messine, p. 55, pl. XI, Genève.

1883. — Sur le *Sticholonche Zanclea* et un nouvel ordre de Rhizopodes. (*Mém. de l'Inst. Nat. Genevois*, XV.)

1885. Gegenbaur (K.). Bemerkungen über die Organisation der Appendicularien (*Zeitsch. fü. wiss. Zool.* VI.)

1889. Giesbrecht (W.). Elenco dei Copepodi pelagici raccolti dal tenente di vascello G. Chierchia durante il viaggio della R. Corvetta « Vittor Pisani » negli anni 1882-1885, e dal tenente di vascello F. Orsoni nel mar Rosso nel 1884. (*Atti. Accad. Lincei Roma.* Rend. IV, V, VII.)

1892. — Die pelagischen Copepoden in *Faun. u. Fl. des Golf. von Neapel.* Berlin.

1912. Gilruth (J.-A.) et Bull (L.-B.). Enteritis, associated with infection of the intestinal wall by cyst forming Protozoa (Neosporidia), occuring in certain native animals. (*Melbourne Proc. R. Soc. Vict.* N. S., p. 432-450, pl. LXXII-LXXXI.)

1907. Goldschmidt (R.). Zur Lebengeschichte der Mastigamöben. *Mastigella vitrea* n. sp. und *Mastigina setosa n. sp.* (*Arch. f. Protistenk.* suppl. I, p. 83-168, pl. V-IX.)

1905. Gough (L.-H.). Report on the Plankton of the English Channel *in* 1903. (*North sea Fisheries investigation commitee. Rep.* (*N° 2 Southern area*) on *Fishery and hydrographical Investigations in the North sea and adjacent Waters. London.*)

1883. Gourret (P.). Sur les Péridiniens du golfe de Marseille. (*Ann. Mus. Marseille* 114 p., 4 pl.)

1908. Gran (H.-H.). Om planktonalgernes livsbetingelser. (*Naturen, Bergen, Febr* 1908).

1906. Guieysse (A.). Structure du tube digestif chez les crustacés copépodes. (*C. R. Ass. Anat.* 8e session Bordeaux, p. 33-40.)

1873. Haeckel (E.). Ueber einige neue pelagische Infusorien. (*Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturwiss.* VII, p. 561-567, pl. XXVII-XXVIII.)

1887. Haeckel (E.). Die Radiolarien (*Rhizopoda radiaria*) 3 u. 4. Theil. (*Acantharien* und *Phœodarien* Berlin 1888.)

1891. — Plankton-studien (*Jen.-Zeitschr. f. Naturw.* XXV.)

1908. Hartmann (M.). Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zelltheilung. (*Arch. f. Mikr. Anat. und. Entw.* LXII, p. 431-579, pl. XIX-XXIV.)

1909. — Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kerntheilungen und generative Chromidien bei Protozoen. (*Biol. Centrabl.* XXIX, p. 481-487, et p. 491-506.)

1911. — Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellehre. Iena (Gustav Fischer.)

1910. Hartmann (M.) et Chagas (C.). Estudos sobre flagelados. (*Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* II. p. 64-125, pl. IV-IX.)

*1909. Hartmann (M.) et Hammer (E.). Untersuchungen über die Fortpflanzung von Radiolarien. (*Sitz. Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin*, Heft 4.)

1877. Hensen (V.) et Apstein (C.). Die Nordsee Expedition 1895 d. Deutschenseefischerei Vereins. Ueber die Eimenge der im Winter laichen den Fische (*Wissench. Meeresunt. Abt. Kiel* Bd. II.)

1884. Herrick (C.-L.). A final report on the Crustacea of Minnesota included in the orders *Cladocera* and *Copepoda*. (*Twelfth ann. rep. geol. a. nat. hist. survey. Minnesota.*)

1877. Hertwig (R.). Ueber *Leptodiscus medusoïdes* eine neue den Noctiluken verwandte Flagellate. (*Jen. Zeits. Nat.* XI, p. 307-324, pl. XVII-XVIII.)

1879. — Der Organismus der Radiolarien. Iena.

1903. Hesse (E.). Sur une nouvelle Microsporidie tétrasporée du genre *Gurleya* (*C. R. Soc. Biol.* LV, p. 495-496.)

*1911. Huth (W.). Ueber die Fortpflanzung von *Thalassicolla* nebst Bemerkungen zu der Arbeit von Moroff : « Vegetative und reproduktive Erscheinungen von *Thalassicolla* » (Vorlaüfige Mitteilung) (*Sitz. Ber. d. Ges. Naturf. Freunde* N° 1.)

*1913. — Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen. (*Arch. f. Protistenk.* XXX, p. 1-124, pl. I-XX.)

1891. Ishikawa (C.). Vorlaüfige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. (*Zool. Anz.* XIV.)

1894. — Studies of reproductive elements II. *Noctiluca miliaris* Sur. ; its division and spore formation. (*Jour. Coll. Sc.* Vol. VI.)

1894. — Ueber die Kerntheilung bei *Noctiluca miliaris*. (*Ber. Naturf. Ges. Freiburg* Bd. VIII.)

1899. — Further observations on the nuclear division of Noctiluca. (*Jour. Sci. Coll. Imp. Univ. Tökyö*, Vol. XII, pl. IV.)

1910. Jollos (V.). Dinoflagellatenstudien. (*Arch. f. Protistenk.* Iena XIX, p. 178-206, pl. VII-X.)

*1907. Kellner (C.). Bericht über Embryologie von *Oïkopleura* (*Zool. Anz.* XXXI, p. 653-654.)

1894. Keppène (N.). *Amoebophrya stycholonchæ nov. gen. et sp.* (Corps spiral de Fol. Communication préliminaire. *Zool. Anz.* XVII, p. 417-424.)

1903. Keppène (N.). *Hyalosaccus ceratii* n. g. n. sp. parazit Dinoflagellat'. (*Zapiski Kiev. obshch.* XVI, p. 89-135, pl. VI-VIII.)

1908 (*a*). Keysselitz (G.). Die Entwilcklung von *Myxobolus Pfeifferi* Thi., I Teil. (*Arch. f. Protistenk*, XI, p. 252-275, pl. XIII-XIV.)

1908 (*b*). — Studien über Protozoen (*Arch. f. Protistenk* XI, p. 334-350.)

1883. Klebs (G.).Ueber die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. (*Unters. Bot. Inst. Tübingen.* I. 13 p., 2 pl., et *Bot. Zeit.*, p. 595. *Cf. J. R. Micr. Soc.* [2], IV, p. 68-69.)

1884. — Ein kleiner Beitrag zur Kenntniss der Peridineen (*Bot. Zeit.* XLII, p. 721-733, 737-745, pl. X.)

1885. — Ueber die Organisation und die systematische Stellung der Peridineen. (*Biol. Centralblatt* IV, p. 705-710.)

*1912. — Ueber Flagellaten -und Algenähnliche Peridineen. (*Heidelberg, Verh. Nathist. Ver.* (N. F.), XI, p. 369-451, pl. X.)

1905. Kofoid (Ch.). *Craspedotella*, a new genus of the Cystoflagellata, an example of convergence. (*Bull. Mus. Harvard. Coll.* Vol. XLVI, p. 163-165, 1 pl.)

1907. Kofoid (A.). The structure and systematic Position of *Polykrikos* Büstchli. (*Zool. Anz.* XXXI, p. 291-293.)

1912. Kofoid (A.) et Rigden (J.). A peculiar form of schizogony in *Gonyaulax* (*Bull. of the Mus. Comp. Zool.* Cambridge. LIV, p. 335-349, pl. I-II.)

1891. Korotneff (A.). Zoologische paradoxen (*Zeistch. f. wiss. Zool.* LI, p. 613-628, pl. XXX-XXXII.)

1911. Krüger (P.). Beiträge zur Kenntniss der ovogenese bei Harpacticiden, nebst biologischen Beobachtungen. (*Arch. Zellforsch.* VI, p. 165-169, 3 pl.)

1907. Krumbach (Th.). *Trichoplax* die umgevandelte Planula einer Hydromeduse (*Zool. Anz.* XXXI, p. 450-454.)

1907. Kuschakewitch (S.). Beobachtungen über vegetative degenerative und germinative Vorgänge bei den Gregarinen des Mehlwurmdarms. (*Arch. Protistenk.* Suppl. I, p. 202-249, pl. XIII-XIV.)

1908. Küster (E.). Eine kultivierbare Peridinee. (*Arch. f. Protistenk* XI, p. 351-362.)

*1906. Laackmann (H.). Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Tintinnen. (*Zool. Anz.* XXX, p. 440-443.)

*1908. — Ungeschlechtschliche und geschlechtliche Fortpflanzung der Tintinnen. (*Wiss. Meeresuntersuch.* N. F. Bd. X, Abt. Kiel, p. 13-17, 3 pl.)

1880. Langerhans (P.). Ueber Madeira's Appendicularien (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXXIV, p. 144-147, pl. VI.)

1895. Lauterborn (R.). Protozoenstudien. I. Kern und Zellteilung von *Ceratium hirundinella.* (O. F. M.). (*Zeitschrift. f. wiss. Zool.* LIX, p. 167-191, pl. XII et XIII.)

1907. Léger (L.). Les Schizogrégarines des Trachéates. I. Le genre *Ophryocystis.* (*Arch. f. Protistenk*, XII, 109-130, 1 pl.)

1910. Léger (L.) et Duboscq (O.). *Selenococcidium intermedium* Lég. et Dub. et la systématique des Sporozoaires (*Arch. Zool. exp. et gén.* [5e série] V, p. 187-239, pl. I-II.)

1910. Léger (L.) et Hesse (E.). Cnidosporidies des larves d'Ephemères (*C. R. Ac. Sc.* CL, p. 411.)

*1899. Lemmermann (E.). Planktonalgen. Ergebnisse einer Reise nach den Pacific (H. Schauinsland, 1896-1897.) (*Abhandl. nat. Ver Bremen* XVI, p. 314-398, pl. I-III.)

1853. Lilljborg. De Crustaceis ex ordinibus tribus: Cladoccera, Ostracoda et Copepoda in Scania occurentibus. Lund.

1908. Loeb (J.). Ueber heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. (*Biol. centralbl.* XXVIII, p. 732-736.)

1896. Lohmann (H.). Die Appendicularien der Plankton Expedition (*Erg. d. Plankton. exp.* II.)

1899. — Das Gehaüse der Appendicularien nach seiner Bildungsweise, seinem Bau und seiner Function. (*Zool. Anz.* XXII, p. 206-214.)

*1908. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. (*Wiss. Meeresunters. Kiel.* N. F., T. X. p. 129-370, pl. IX-XVIII.)

1911. — Appendicularien in *Nordisches Plankton*, p. 21-29. Kiel et Leipzig.

1880. Maggi (L.). Intorno ai Cilioflagellati. Nota corologica. (*Rendic. d. R. Inst. Lombardo* [2] XIII, p. 308-327.)

*1880. — Tassonomia e corologia dei Cilioflagellati. (*Bullet. scientif.* p. 7-16.)

*1880. — Intorno ai Cilioflagellati. Nota corologica. (*Rendic. d. R. Inst. Lombardo,* s. II T. V, p. 20.)

1895. Mangin (L.) Recherches anatomiques sur les Péronosporées (*Bull. de la Soc. d'Hist. nat. d'Autun* VII.)

1897. — Sur un nouveau réactif de la cellulose. (*Compt. rend. de la Soc. de Biol. de Paris* [10e série] IV, p. 419.)

1907. — Observations sur la constitution de la membrane chez les Péridiniens. (*C. R. Ac. S. Paris.* CXLIV, p. 1055-1058.)

1911. — La cuirasse des Péridiniens. (*Int. Rev. der Gesamt. Hydrob. und Hydrogr.* IV, p. 44-55.)

1909. Martini (E.). Studien über die Konstanz histologischer Elemente. II. *Fritillaria pellucida.* (*Z. wiss. Zool.* Leipzig XCIV, p. 81-170, 3 pl.)

1910. Matschek (H.). Ueber Eireifung und Eiablage bei Copepoden. (*Arch. f. Zellforsch.* V, p. 36-119, 5 pl.)

1908. Mercier (L.). Notes sur les Myxosporidies. (*Arch. Zool. exp. et. gén. sér.* 4, VIII, *N. et R.* p. LIII-LXII.)

1884. Metchnikoff (E.). Ueber eine Sprosspilzkrankheit der Daphnien (*Virchow's Archiv.* XCVI.)

1904. Mingazzini (P.). Contributo alla conoscenza dei Cistoflagellati. *Radiozoum lobatum n. gen., n. sp.* (*Roma. Ric. Lab. anat. norm.* X, p. 97-108, 1 pl.)

1900. Minkiewickz. Note sur le saison-dimorphisme chez le *Ceratium furca* Duj. de la mer Noire. (*Zool. Anz.* XXIII, p. 545-546.)

1907. Moroff (Th.) Untersuchungen über Coccidien I *Adelea Zonula* n. sp. (*Arch. f. Protistenk.* VIII, p. 17-51, pl. II.)

1909. — Oogenetische Studien. I. Copepoden. (*Arch. Zellforsch.* II, p. 432-493, 3 pl.)

1910. — Vegetative und reproduktive Erscheinungen von *Thalassicolla* (*Festschr. f, Rich. Hertwig.* I.)

1841. Müller (Joh.). Ueber den Bau des *Pentacrinus caput-medusæ* (*Abth. der Berl. Akad. a. d. J.* p. 233 T. VI, fig. 7.)

1910. Mrazek (A.). Sporozoenstudien. Zur Auffassung der Myxocystiden. (*Arch. f. Protistenk.* XVIII, p. 245-260, pl. XIV-XV.)

*1903. Neresheimer (E.). *Lohmannia catenata n. g., n. sp.* (*Biol. Zentralbl.* XXIII.)

*1904. — Ueber *Lohmanella catenata.* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* LXXVI, p. 137-167, pl. X-XI.)

*1908. — Die Mesozoen. (*Zool. Zentralblt.* XV, p. 257-312.)

1907. Okamura (K.). An annoted list of Plankton microorganismus of the japanese coast. (*Ann. Zoologicæ Japonenses* VI, 2.)

1904 Oltmanns. (F.). Morphologie und Biologie der Algen I, spez. Theil., G. Fischer Iena.

*1904. Ostenfeld (C.-H.). *Phaeocystis pouchetii* (Hariot) Lagerh. and its Zoospores. (*Arch. Protistenkund.* Bd. III, p. 295-302, 2 fig.)

1912. Pascher (A.). Braune Flagellaten mit seitlichen Geiszeln (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* C., p. 177-190.)

*1911. Paulsen (O.). Marine Plankton from the East-Greenland sea (*Danmark Ekspedit. Grönl. Nord.* 1906-1908, III.)

*1909. Pavillard (J.). Sur les Péridiniens du Golfe du Lion. (*Bull. Soc. Bot. France.* [4e sér.], IX, p. 277-284.)

1903. Pérez (Ch.). Sur un organisme nouveau (*Blastulidium poedophtorum*), parasite des embryons de Daphnies. (*C. R. Soc. Biol.* LV.)

1905. — Nouvelles observations sur le *Blastulidium poedophtorum*. (*C. R. Soc. Biol.* LVIII.)

*1889-1890. Perrier (E.). Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée (*Antedon rosacea* Linck). (*N. Arch. Mus.* [3], I, p. 169-286, et II, p. 1-86, pl. I-II.)

* 1852. Perty, Zur Kenntniss kleinster Lebensformen, nach Bau, Funktionen, Systematik, mit Specialverzeichniss der in der Schweiz beobachteten. Bern.

*1903. Poche (F.). Ueber zwei neue in Siphonophoren vorkommende Flagellaten nebst Bemerkungen über die Nomenklatur einiger verwandter Formen. (*Arb. a. d. Zool. Inst. Wien u. Zool. St.-Triest.* XIV, p. 307-358.)

*1911. — Die Klasser und höheren Gruppen des Tierreichs (*Arch. Natgesch.* LXXVII, 1 supplhft. p. 63-136.)

*1913. — Das System der Protozoa. (*Arch. f. Protistenk.* XXX, p. 125-321.)

1882. Pouchet (G.). Sur l'évolution des Péridiniens et les particularités d'organisation qui les rapprochent des Noctiluques. (*Comptes rendus*, 1882, 2e semestre, T. XCV, No 18 [30 oct.] p. 794-796.)

1883. — Contribution à l'étude des Cilio-Flagellés. (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.* XIX, p. 399-455, pl. XVIII-XXI.)

* 1884. — Sur un Péridinien parasite. (*C. R. Acad. Sc.* XCVIII, p. 1345-1346.)

1885 *a*. — Nouvelle contribution à l'histoire des Péridiniens marins. (*Journ. Anat. phys.* XXI, p. 28-88, pl. II-IV.)

*1885 *b*. — Troisième contribution à l'étude des Péridiniens (*Journ. Anat. phys.* XXI, p. 525-534, pl. XXVI.)

*1890. — Sur un flagellé parasite viscéral des Copépodes. (*C. R. Soc. Biol.*, p. 312.)

1890. — Contribution à l'histoire des Noctiluques. (*Journ. de l'Anat. et de la Physiol.*, p. 104 à 125, pl. IV.)

1892. — Cinquième contribution à l'histoire des Péridiniens. (*Journ. de l'Anat. et et de la Physiol.*, XXVIII p. 1 à 57, pl. XIX-XXII).

1894. Pruvot (G.). Essai sur la topographie et la constitution des fonds sous-marins de la région de Banyuls, de la plaine du Roussillon au golfe de Rosas. (*Arch. Zool. exp. et gén.* [sér. 3,] II, p. 599-672, 1 carte.)

1907. Ramsay Wright (R.). The Plankton of eastern nova Scotia waters. (39 st. *ann. Rep. o. t. Dep. of marine a. fisheries. Fisheries Branch Sers. paper. n° 22 a Ottawa.*)

1880. Richiardi. *Cat. Sez. Ital. Espos. internaz. di Pesca* Berlino.

1896. Schaudinn (F.). Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage. (*Verh. d. Deustch. Zool. Ges*, p. 113-130.)

*1900. Scherfell (A.). *Phaeocystis globosa* nov. sp. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer insbesondere brauner Organismen. (*Wiss. Meeresunters.* n. f. IV, p. 1-29.)

1891. Schilling (J.-A.). Untersuchungen über die tierische Lebensweise einiger Peridineen. (*Ber. d. d. bot. Ges.* 9, p. 199.)

1898. Schimper (A.-F.-W.). Pflanzengeographie auf physiolg. Grundlage. Iena, G. Fischer.

1866. Schultze (M.). Beobachtungen an *Noctiluca*. (*Arch. f. Micr. Anat.* II, p. 163-165.)

1887. Schütt. Ueber die Sporenbildung mariner Peridineen. (*Ber. der. deut. bot. Gesell.*)

1890. — Ueber Peridiniumfarbstoffe. (*Berichte der deut. bot. Gesells.*)

1895. — Die Peridineen der Plankton Expedition. Ite Theil. (*Ergebnisse der Plankton-Expedition.* Kiel und Leipzig.)

1896. — Peridiniales und Bacillariales in Engler et Prantl. (*Pflanzenfamilien*, Leipzig.)

1899. — Centrifugales Dickenwachsthum der Membran und extramembranöses Plasma. (*Jahrb. f. wiss. Bot.* XXXIII.)

*1896. Scott (Th.). The marine invertebrates of Loch Fyne. (15 *th. Ann. Rep. Fishery Board of Scotland for* 1896, p. 172, pl. III, fig. 22.)

1901. Seeliger (O.). Tierleben der Tiefsee. Leipzig. Engelmann.

*1909. Senn (G.). *Oxyrrhis marina* et le système des flagellés. (*Arch. Sc. phys. et nat.* Genève, oct. et nov. S. A. p. 85-87.)

*1911. — *Oxyrrhis Nephroselmis* und einige Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* XCVII, p. 605-673, 1 pl.)

1883. Stein (F.). Der organismus der Infusionsthiere, III Abt., Heft II. Leipzig. Engelmann.

1903. Steuer (A.). Beobachtungen ü. d. Plankton der Triester golfes i. J. 1902. (*Zool. Anz.* XXVII.)

1910. — Planktonkunde. Leipzig u. Berlin. Teubner.

1911. Stiasny. Ueber die Entstehung der Kristalloïde in den Kernen der Sphaerozoen. (*Zool. Anz.* XXXVII, p. 487-490.)

1909. Swarcewsky (B.-A.). Beobachtungen über *Lankesteria sp.* aus Turbellarien des Baikalsees. (*Kiev. Prot. Obsc. jest.* p. 4-41.)

*1912. Uebel. (E.). *Neresheimeria nov. nom.* fur *Lohmanella* Neresh. (*Zoll. Anz.* XXXIX, p. 461.)

1903. Vejdovsky (F.) et Mrazek (A.). Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zelltheilung. (*Arch. f. Mikr. Anat. und Entw.* LXII, p. 431-579, pl. XIX-XXIV.)

1854. Vogt (C.). Recherches sur les animaux inférieurs, etc. Deuxième mémoire sur les Tuniciers nageants. (*Mém. Inst. Genève* II.)

1899. Zacharias (O.). Ueber Pseudopodienbildung bei einem Dinoflagellaten (*Forschungsberichte aus der biol. St. zu Plön* Teil VII, p. 136-140.)

1904. Zederbauer (E.). Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Ceratium hirundinella*. (*Berichte der Deutschen Botan. Ges.* XXII.)

1909. Zuelzer (M.). Bau und Entwicklung von *Wagnerella borealis* Mereschk. (*Arch. f. Protistenk* XVII, p. 135-202, pl. VI-X.)

Appendice

Au sujet de l'identité des « spores à rostre ». (V. pages 301, 358, 445, et figures CLXI, 179-180 et 191-193.)

De nouvelles recherches toutes récentes m'ont montré, sans doute possible, que les « spores à rostre » procédaient de plasmodes de *Syndinium*. Elles sont donc à ajouter aux autres formes sporales issues de ces Péridiniens plasmodiaux.

Strasbourg, Octobre 1919.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Genre *Oodinium*

Fig. 1-7. *Oodinium Poucheti.* × 210, sauf 5 et 6 × 380 et 7 × 500.
Fig. 1. Individu adulte libre dans la mer : *c. p.*, cicatrice pédonculaire.
Fig. 2. Très jeune individu libre.
Fig. 3. Individu adulte en division longitudinale.
Fig. 4. Mue rejetée après la première division : *c. p.* cicatrice pédonculaire.
Fig. 5-6. Divisions des sporocytes au cours de la sporogénèse. *pl. éq.*, plaque équatoriale; *fus*, fuseau *chro n* chromosomes ; *centr*, centrosomes.
Fig. 7. Dinospore parfaite. *fl. hél.*• flagelle hélicoïdal ; *fl. ax.*; flagelle axial ; *n.*, noyau.
Fig. 8. *Oodinium sp.* Sporocyte en division. *n*, noyau.
Fig. 9-16. *Oodinium fritillariae.* × 380, sauf 9 × 42.
Fig. 9. *Fritillaria pellucida* portant sur le côté droit un *Oodinium fritillariae* (*Ood.*) et sur son champ interbranchial sept *Apodinium mycetoides* (*Apod.*) ; *lev. dors, lev. ventr.*, lèvres dorsale et ventrale de la bouche ; *par. phar.*, paroi pharyngienne ; *c. s. phar.*, cul-de-sac pharyngien ; *gl. phar.*, glande pharyngienne *end.*, endostyle ; *spir. d.*, spiraculum droit ; *z. oik.*, zône des oikoplastes (dorsale) ; *œs.*, œsophage ; cœur ; *p. st.*, poche stomacale ; *p. int.*, poche intestinale ; *a*, anus ; *test.*, testicule ; *ov.*, ovaire ; *gl.* glande ; queue.
Fig. 10. Jeune individu à rhizoïdes, fixé dans la région intestinale. *tég.*, tégument de la Fritillaire ; *par. in* paroi intestinale de l'hôte ; *rh.*, rhizoïdes du parasite ; *n*, noyau du parasite.
Fig. 11. Parasite plus développé (lett. du 10 et *dis.*, disque).
Fig. 12. Parasite subadulte, mais vacuolisé, fixé sur la queue (lett. ci-dessus).
Fig. 13. Parasite adulte, en place dans la région intestinale (lett. ci-dessus) et *fib. péd.* ,silhouette du faisceau de fibrilles pédieux.
Fig. 14. Articulation du corps sur le condyle (*cond.*) du disque chez un *Oodinium* près de se libérer (lett. ci-dessus)
Fig. 15. Coupe sagittale d'un *Oodinium* en place dans la région intestinale de l'hôte (lett. ci-dessus et *cell. int.* cellules intestinales de l'hôte ; *plat. str.*, plateau strié du disque ; *zon. mue.*, zone de décollement de la cuticule se préparant à la mue qui suivra la libération du parasite).
Fig. 16. Coupe oblique-transversale d'un *Oodinium* en place (lett. ci-dessus). Le faisceau des fibrilles est coupé presque transversalement. Il n'y a du disque qu'un segment marginal.

PLANCHE II

Genre *Apodinium*, *A. mycetoides* × 670, sauf 27 × 1300, 29 × 500, et 30 × 950.

Fig. 17. Jeune individu sphérique encore enveloppé de son kyste, *k*, et porté sur son pédoncule dont on voit la gaine, *g*, et l'axe cytoplasmique, *a. c.*, prolongé par les rhizoïdes, *r.*, au delà du point de pénétration, *p. p.*, dans l'hôte. × 950.
Fig. 18. Quatre individus à différents degrés de la croissance : *lac.*, lacune aqueuse ; *n.*, masse nucléaire scindée en deux ou quatre lobes. On voit l'amincissement progressif de la membrane kystique.
Fig. 19. Individu prêt à subir la première scission montrant la position des noyaux. La cuticule, *c.*, commence à se décoller du corps pour former la première coque.
Fig. 20. Individu après la première scission : *tr.*, trophocyte ; *gn.*, gonocyte ; *c.*, coque (prématurément déhiscente).
Fig. 21. Deux individus en sporogénèse, le gauche au stade I-2, le droit au stade I-2-2. (trophocyte, *tr.* ; sporocytes 2, *sp.* 2 ; sporocytes 1, *sp.* 1 ; tous en division.) avec trois coques emboitées C_1, C_2, C_3. Le trophocyte est accidentellement détaché du pédoncule qui montre l'ampoule terminale, *amp.*
Fig. 22. Individu en pleine sporogénèse au stade I-2-4-n... (trophocyte, *tr* ; 2 sporocytes n + 3 : *sp. n + 3* ; 4 sporocytes n + 2 : *sp. n + 2* ; 10 sporocytes restants n + 1 : *sp. n + 1*. Quatre coques déhiscentes emboitées, *c. d.*, et une coque intacte, *c.*
Fig. 23. Vestige d'un individu dont il reste 5 coques déhiscentes. On voit l'ampoule pédonculaire : *amp.*
Fig. 24. Individu en involution avec trois sporocytes, *sp.*, enkystés sur le trophocyte, *tr.*
Fig. 25. Extrémités libres de pédoncules, après chute de trophocyte, montrant les ampoules terminales normalement incluses dans le corps cytoplasmique.

Fig. 26. Individu dont le trophocyte précocement différencié en *Gymnodinium* flagellé est prêt à se libérer *f. h.*, flagelle hélicoïdal ; *amp.*, ampoule pédonculaire ; *tg.*, tégument de l'hôte dans lequel le parasite était enfoncé.

Fig. 27. Deux sporocytes incomplètement séparés en train de pousser leurs flagelles, *f.*

Fig 28. Gros individu engagé dans la lumière du spiraculum droit d'une Fritillaire. *c. sp.*, cellule spiraculaire ; *fr.*, frange ciliaire.

Fig. 29. Individu (vu par transparence) en sporogénèse dans le cul-de-sac pharyngien gauche de l'hôte. *c. s.*, cellule spiraculaire ; *fr.*, frange ciliaire ; *gl.*, glande pharyngienne ; *p.*, parasite avec sporocytes libérés. Dans la glande pharyngienne se voient les terminaisons des rhizoïdes, *rh.*, d'*Apodinium* externes.

Fig. 30. Aspect de sporocytes trouvés dans l'œsophage d'une Fritillaire à, *Apodinium* pharyngien.

PLANCHE III

Genres *Apodinium*, *A. rhizophorum* et *Parapodinium*

Fig. 31-34. *A. rhizophorum*, sur la queue d'*Oikopleura cophocerca*. × 670, sauf 34 × 1300.

Fig. 31. Individu venant de subir une scission. *tr.*, trophocyte ; *gn.*, gonocyte ; *c.*, coque ; *col.*, columelle ; *cond.* condyle ; *rh.*, rhizoïdes.

Fig. 32. Individu plus avancé dans sa sporogénèse. Stade I-1-2 (trophocyte, gonocyte, 2 sporocytes n + 1, trois coques déhiscentes et deux intactes). *Col.*, columelle pédonculaire ; *Cond.*, condyle pédonculaire ou articulation des rhizoïdes, *rh.*, avec la columelle.

Fig. 33 et 34. Détails de l'appareil de fixation.

Fig. 35. *Parapodinium stylipes* sur la queue d'*Oikopleura dioïca*. *lac.*, lacune aqueuse ; *cyt.*, cytoplasme ; *n.*, noyaux (dans le cytoplasme pariétal étalé contre la membrane).

PLANCHE IV

Divers Copépodes pélagiques parasités par des Péridiniens (× 140).

Fig. 36. *Clausocalanus arcuicornis* ♀ dont l'estomac est distendu par trois individus de *Blastodinium Pruvoti*.

Fig. 37. *Clausocalanus furcatus* ♀ contenant un individu de *Blastodinium contortum var. hyalinum* qui distend l'estomac et l'intestin, à tel point qu'il paraît à première vue, contenu dans la cavité générale.

Fig. 38. *Clausocalanus furcatus* ♀ contenant dans son estomac fortement dilaté une vingtaine d'individus de *Blastodinium spinulosum*.

Fig. 39. *Paracalanus parvus* ♀ contenant un individu de *Blastodinium crassum*.

Fig. 40. *Corycœus rostratus* ♀ dont l'estomac contient de nombreux sporocytes de *Schizodinium sparsum*.

Fig. 41. *Paracalanus parvus* ♀ dont la cavité générale est envahie par le plasmode de *Syndinium turbo*, qui distend le céphalothorax du Copépode et le rend opaque. On remarquera que le tube digestif (*t. d.*) est fortement comprimé, et l'aorte (*ao.*) respectée.

Fig. 42. *Acartia clausi* ♀ (*Dias longiremis*) dont la cavité générale est envahie par le plasmode de *Paradinium Poucheti*.

PLANCHE V

Genre *Blastodinium*

Tous les parasites se trouvaient, sauf mention spéciale dans des *Paracalanus* à 4 pléonites.)

Fig. 43-49. *B. spinulosum*. × 450.

Fig. 43. Individu au stade I (trophocyte seul). *c.*; coque *f.*, frange hélicoïdale des spinules sur la coque, interrompue au milieu de la face gauche du parasite ; *f. ant.*, portion antérieure et *f. post.*, portion postérieure de la frange ; *sil. h.*, sillon hélicoïdal à la surface du trophocyte dont la lèvre supérieure est la matrice de la frange ; *cyt. éq.*, cytoplasme équatorial de part et d'autre duquel un espace clair marque l'emplacement de chacun des deux noyaux ; *sph.*, emplacement d'une centrosphère.

Fig. 44. Individu au stade I-1 (trophocyte, *t.*, et gonocyte, *g.*).

Fig. 45. Stade I-2 (trophocyte. *t.*, et deux sporocytes, *s.*, provenant de la division du gonocyte).

Fig. 46. Stade I-4 (trophocyte, *t.*, et quatre sporocytes, *s.*). Passage du stade I-4 au stade I-8.

Fig. 47. Stade I-8.

Fig. 48. Stade I-16.

Fig. 49. Forme scissipare. Stade II-64. (Deux trophocytes ou futurs individus et soixante-quatre sporocytes).

Fig. 50-53. *B. crassum.* × 450.

Fig. 50. Jeune individu au stade I-8, d'un *Paracalanus* à deux pléonites.

Fig. 51. Autre individu jeune au stade I-32 d'un *Paracalanus* à deux pléonites. Mêmes lettres que pour *B. spinulosum* (v. fig. 43).

Fig. 52 et 53. Individus au stade I-128. Les franges (*fr. ant.* et *fr. post.*) n'ont été indiquées que sur la marge du corps.

PLANCHE VI

Genre *Blastodinium* (suite).

FIG. 54-55. *Blastodinium crassum inornatum*. × 280.

FIG. 54. Individu solitaire au stade I-228, complètement incolore, à hile (*h.*) à peu près entièrement obturé. *t.*, trophocyte.

FIG. 55. Individu solitaire scissipare au stade I-I-32, faiblement pigmenté. *t*, *t.*, trophocytes; *sph.*, centrosphère *sp.*, sporocytes.

FIG. 56-65. *Blastodinium oviforme*. × 450.

FIG. 56. Individu grêle, grégaire d'*Oithona similis*, au stade I-2, faisant partie du même groupement que l'individu représenté par la figure 5.

FIG. 57. Individu grêle grégaire, du même groupement que le précédent, au stade I-4. Dans les deux individus la frange des spinules (*f.*) est réduite à l'hélice antérieure.

FIG. 58. Individu grêle solitaire d'*Oithona nana* au stade I-32, sans trace de spinules.

FIG. 59. Individu moyen grégaire d'*Oithona nana* au stade I-16, à frange (*f.*) à peu près complète.

FIG. 60. Individu moyen solitaire, trapu, scissipare, d'*Oithona similis*, au stade I-I-64. *t. t.*, trophocytes.

FIG. 61. Individu trapu, solitaire, d'*Oithona similis*, au stade I-16, à frange à peu près complète.

FIG. 62. Individu ovoïde, solitaire d'*Oithona nana* au stade I-32, présentant des vestiges de frange

FIG. 63. Individu ovoïde solitaire, d'*Oithona similis*, monoblastique, au stade I-128, sans frange.

FIG. 64. Individu ovoïde solitaire d'*Oithona similis* diblastique, au stade I-16-256. *t.* trophocyte ; sp^1., sporocytes de première poussée ; sp^2., sporocytes de seconde poussée. Pas de frange.

FIG. 65. Individu ovoïde solitaire d'*Oithona similis* triblastique, au stade I-1-16-512. Pas de frange. *g.*, gonocyte.

PLANCHE VII

Blastodinium Pruvoti

FIG. 66. Individu diblastique au stade I-2-512. Remarquer, comme dans l'individu suivant, la faible pigmentation du trophocyte, *t.*, et des deux sporocytes de deuxième poussée (sp^2.). Sporocytes de première poussée sp^1., (grégaire). × 290.

FIG. 67. Sporocytes de l'individu précédent montrant ce qui est apparent de la structure nucléaire (*n.*), et les plastes équatoriaux (*pl.*). × 1300.

FIG. 68. Individu triblastique, au stade I-4-32-512. *t.*, trophocyte ; sp^1., sp^2., sp^3., sporocytes de première. deuxième et troisième poussées (grégaire). × 290.

FIG. 69. Individu diblastique au stade I-32-512 (grégaire). × 450.

FIG. 70. Individu monoblastique au stade I-16 d'un *Clausocalanus* (grégaire). Remarquer le bec antérieur et l'absence de spinules. × 280.

FIG. 71. Individu monoblastique scissipare, au stade I-I-64, d'un *Clausocalanus* à trois pléonites (grégaire). × 280.

FIG. 72. Individu monoblastique scissipare, au stade I-I-I-n, d'un *Clausocalanus* à trois pléonites. La coque est déchirée, les sporocytes sont en voie d'élimination ; il restera trois trophocytes contstituant trois individus nouveaux. Les deux trophocytes antérieurs résultent d'une division consécutive à celle qui a séparé leur trophocyte mère du trophocyte postérieur. × 280.

FIG. 73. Individu très jeune, constitué seulement par un trophocyte solitaire dans un *Clausocalanus* à deux pléonites. On y remarquera le bec antérieur, *b.*, un sillon hélicoïdal, *sil. h.* et une frange (*f.*) rudimentaires. Centrosphères (*sph.*), substance nucléaire (*n.*), et plasmodendrites intranucléaires (*pld.*) très nets. × 450.

FIG. 74-77. Mitoses et scissions du trophocyte d'un individu monoblastique tel que celui représenté par la figure LI

FIG. 74. Trophocyte au repos (anaphase permanente). × 500.

FIG. 75. Ce trophocyte subit la scission correspondant à la mitose du stade précédent. Mais dans les deux cellules filles, les noyaux sont déjà en mitose. Celle du trophocyte² (t^2.) est moins avancée que celle du gonocyte (*g*) où les centrosphères sont déjà en opposition. × 500.

FIG. 76. Le trophocyte², (t^2.) est passé à l'état de repos et son appareil nucléaire est figé au stade d'anaphase. Le gonocyte est en voie de scission et dans chaque moitié les noyaux sont déjà en anaphase. × 500.

FIG. 77. Trophocyte au repos. Dans les gonocytes, mitoses conjuguées de chacun des deux noyaux, séparés par la ligne médiane sombre qui représente le cytoplasme équatorial du stade précédent laminé entre les deux noyaux dont l'axe a tourné de 90°. × 500.

FIG. 77*bis*. Individu solitaire dégénérescent, réduit au trophocyte dans un *Clausocalanus* adulte. × 280.

PLANCHE VIII

Genres *Blastodinium* (suite) et *Schizodinium*

FIG. 78-80 *bis*. *Blastodinium Mangini*. × 450.

FIG. 78. Individu monoblastique au stade I-128.

FIG. 79. Individu diblastique au stade I-4-128. *t.*, trophocyte ; sp^1, sporocytes de première poussée ; sp^2 sporocytes de deuxième poussée.

Fig. 80. Individu réduit au trophocyte. *n.*, noyau ; *l.*, lacune aqueuse ; *sph.*, centrosphère.
Fig. 80 *bis*. Sporocytes évacués poussant leurs flagelles. × 1300.
Fig. 81-82. *Blastodinium Mangini, var. oncaae.* × 450.
Fig. 81. Individu au stade I-1. Remarquer la petite taille du trophocyte (*t.*) par rapport à celle du gonocyte (*g.*).
Fig. 82. Individu au stade I-128.
Fig. 83-87. *Blastodinium navicula.* × 450.
Fig. 83. Individu au stade I-8.
Fig. 84. Individu au stade I-32.
Fig. 85. Individu au stade I-64.
Fig. 86. Individu au stade I-128.
Fig. 87. Individu réduit au trophocyte en division longitudinale. *pyr.*, pyrénoïdes.
Fig. 88-90. *Blastodinium elongatum.* × 450.
Fig. 88. Individu réduit au trophocyte. *n.*, noyau ; *l.*, lacune aqueuse ; *pyr.*, pyrénoïdes *sil.*, sillon hélicoïdal.
Fig. 89. Individu au stade I-128.
Fig. 90. Individu scissipare au stade I-I-128.
Fig. 91. *Schizodinium sparsum.* × 450. Eléments isolés biénergides tels qu'on les trouve dans le tube digestif de *Corycœus rostratus.*

PLANCHE IX

Genre *Blastodinium* (suite).

Fig. 92-99. *Blastodinium contortum.* × 280 sauf 99 et 99*bis* × 950.
Fig. 92. Jeune individu monoblastique d'un *Paracalanus* à deux pléonites, au stade I-8. *T.*, trophocyte ; *sp.* sporocyte.
Fig. 93. Jeune individu diblastique d'un *Paracalanus* à trois pléonites au stade I-8-64.
Fig. 94. Individu diblastique d'un *Paracalanus* ♀ à quatre pléonites, au stade, (*Contortum* type moyen).
Fig. 95. Individu triblastique (type très tordu).
Fig. 96. Individu triblastique (type très tordu).
Fig. 97. Individu trétrablastique (type détordu).
Fig. 98. Individu à huit feuillets de sporocytes, (type détordu).
Fig. 99. Sporocyte isolé. *n.*, noyau.
Fig. 99*bis*. Dinospore mûre, et deux stades d'altération de celle-ci provoquée par le confinement entre lame et lamelle.
Fig. 100-104. *Blastodinium contortum, var. hyalinum.* × 280.
Fig. 100. Individu triblastique au stade à torsion rudimentaire.
Fig. 101. Individu triblastique au stade à peu près complètement redressé.
Fig. 102. Individu à quatre feuillets de sporocytes incomplètement détordu.
Fig. 103. Individu triblastique à très faible torsion.
Fig. 104. Jeune individu monoblastique au stade I-1-8, à très faible torsion.

PLANCHE X

[Genre *Blastodinium*. Cytologie

(Fixations au liquide de Bouin, sauf l'individu 113 fixé au Flemming).

Fig. 105-113. *B. spinulosum.*
Fig. 105. Individu entier coupé sagittalement (col. hém. ferr.). *T.*, trophocyte avec ses deux noyaux, *n.* ; leurs nucléoles, *nucl.*, et les centrosphères, *sph.*; *cyt. éq.*, le cytoplasme équatorial ; *S.*, sporocyte avec ses deux noyaux, *a.*, et le réseau chromoplastique, *chrpl.*, très sidérophile. × 500.
Fig. 106-107. Coupes tangentielles de trophocytes (col. hém. ferr.) montrant deux aspects du réseau chromoplastique, *chrpl.*; *sph.*, centrosphère ; *n.*, noyau. × 500.
Fig. 108. Portion antérieure d'une coupe d'un trophocyte (col. hém. ferr.) montrant la structure nucléaire : chromatine filamenteuse (*chrt.*) indice d'une prochaine caryodiérèse, et plasmodendrites intranucléaires (*pld.*) ; nucléoles, *nucl.* On y voit aussi la centrosphère, *sph.*, son archoplasme, *archpl.* et des fragments du réseau chromoplastique, *chrmpl.* × 960.
Fig. 109. Portion d'un trophocyte mal fixé (col. hém. ferr.) où par suite de la contraction de la masse chromatique *chrt.*, les plasmodendrites (*pld.*) et leurs rapports avec le cytoplasme sont bien mis en évidence ; *nucl.*, nucléole. × 960.
Fig. 110. Coupe transversale d'un trophocyte (col. hém. ferr.). *chrt.*, chromatine ; *pld.*, plasmodendrites ; *nucl.*, nucléole ; *chrpl.*, réseau chromoplastique. × 960.

Fig. 111-112. Deux sporocytes, l'un coupé transversalement, l'autre longitudinalement pour montrer la structure nucléaire péridinienne récupérée au cours de la sporogénèse. *chrpl.*, réseau chromoplastique. × 960.

Fig. 113. Individu coupé sub-sagittalement, (col. safranine) montrant la répartition de la graisse, *gr.*, se superposant à celle du réseau chromoplastique, *chrpl.*; *n.*, noyau ; *sph.*, centrosphère. × 500.

Fig. 114-121. *Blastodinium crassum.*

Fig. 114. Individu coupé sub-sagittalement (col. hém. ferr. éosine). *T.*, trophocyte avec ses deux noyaux, *n.* leur chromatine homogène et acidophile, *chrt.*; leurs nucléoles, *nucl.*; leurs plasmodendrites, *pld.*; les centrosphères, *sph.*; et leur archoplasme, *archpl.* Dans les sporocytes, *S.*, le noyau, *n.*, a récupéré la structure péridinienne caractéristique. × 670.

Fig. 115-117. Différents aspects correspondant à différents états de la centrosphère. × 2300.

Fig. 118. Deux états du périplaste correspondant à une élaboration plus ou moins avancée de la coque. (hém. ferr. éosine.). × 2300.

Fig. 119-121. Mitoses dans les sporocytes au stade I-4. *chrs.*, chromosomes; *sph.*, sphère; *fus.*, fuseau central. × 960.

PLANCHE XI

Genre *Blastodinium.* Cytologie (suite)

(Fixation au liquide de Bouin)

Fig. 122-126. *B. Pruvoti.*

Fig. 122. Individu triblastique coupé sagittalement (col. hém. ferr. ésosine). *T.*, trophocyte avec ses deux noyaux ; leur chromatine acidophile (*chrt.*), leurs nucléoles (*nucl.*), leurs plasmodendrides (*pld.*) et les deux centrosphères (sph.) S_1, sporocytes de première ; S_2, sporocytes de seconde et S_3, sporocytes de troisième poussée. On remarquera la basophilie progressive de la chromatine et la disparition concomitante des nucléoles au cours de la maturation des sporocytes. × 670.

Fig. 123. Fragment d'un trophocyte montrant la structure de la centrosphère et la formation par elle des nucléoles *nucl.*, qui émigrent dans le noyau le long des plasmodendrites. *chrt.*, chromatine. (col. hém. ferr. éosine). × 3450.

Fig. 124. Trophocyte en caryodiérèse à la prophase. Les centrosphères (*sph.*) se sont déplacés vers l'équateur nucléaire, puis dédoublées. La chromatine s'est organisée en chromosomes (*chrs.*) orientés vers les centrosphères. (col. hém. ferr.) × 2300.

Fig. 125. Trophocyte, *T.*; sporocytes, *S a* et *S b*, en caryodiérèse à la mésophase, Dans le sporocyte *b* (*Sb*) on voit le fuseau de séparation des centrosphères (*fus*). Orientation des chromosomes (*chrs*). Dans le trophocyte, *T.*, les fibres du fuseau se sont écartées et constituent les plasmodendrites (*pld.*) dont quelques-uns sont déjà coupés par la lame cytoplasmique équatoriale (*cyt. éq.*). Orientation des chromosomes (*chrs.*). × 2300.

Fig. 126. Trophocyte très jeune en mésophase caryodiérétique, montrant la transformation des fibres fusoriale résiduelles en plasmodendrites (*pld.*) et la migration des grains nucléolaires (*nucl.*) la long de ceux-ci à partir des centrosphères (*sph.*). × 2300.

Fig. 127. *B. contortum.*
Individu pentablastique montrant la basophilie progressive de la chromatine et la disparition des nucléoles au cours de la sporogénèse. *T.*, trophocyte ; S_1 S_2, S_3, S_4, S_5, poussées successives de sporocytes. × 670.

PLANCHE XII

Genre *Syndinium* chez *Paracalanus* et *Clausocalanus* (*in vivo*) × 140.

Fig. 128-129. *Paracalanus parvus* indemmes.

Fig. 128. Jeune individu à trois pléonites pour montrer l'organisation générale et l'ébauche génitale (*gon.*); *t. d.*, tube digestif ; *gland.*, sa région zymogène ; *nerv.*, système nerveux ; *cœ.*, cœur ; *ao.*, aorte.

Fig. 129. Mâle à l'avant dernier stade pour montrer l'organisation générale : le testicule (*test.*) avec son spermiducte (*spd.*), et la masse adipeuse (*gr.*). Mêmes lettres que pour 128 et en plus *art. rec.*, artère recurrente résultant de la bifurcation de l'aorte.

Fig. 130-134. *Paracalanus* infestés et envahis à divers degrés par le plasmode de *Syndinium turbo.*

Fig. 130. Jeune plasmode sphérique encapsulé (*synd.*), accolé à l'intestin , soulevant sa basale, et comprimant la glande génitale qui est déjà altérée (*gon.*).

Fig. 131. Plasmode plus développé, encore encapsulé (*Synd.*). Dans la cavité thoracique un très jeune trématode (*trém.*). La glande génitale a disparu.

Fig. 132. Plasmode dont la capsule a disparu. Vestige de la glande génitale (*gon.*).

Fig. 133. Début de l'expansion libre du plasmode ; lobe en croissance vers la tête (*lob.*). Région du plasmode altérée par suite de la compression (*alt.*).

FIG. 134. Copépode dont la cavité générale est complètement envahie par le plasmode, dont un lobe pénètre dans l'antenne. Le tube digestif (*t. d.*) est comprimé, mais l'aorte (*ao.*) et le cœur (*cœ.*) sont respectés. Le plasmode est chargé de grosses concrétions (*concr.*). Il ne présente encore aucun indice de la résolution en spores. Ce dernier stade est représenté par la fig. 41, pl. LIV.

FIG. 135. *Clausocalanus arcuicornis* dont la cavité générale est à moitié envahie par un plasmode massif creusé d'une grande lacune, et chargé de fines concrétions (*Syndinium carum*, n. sp.).

PLANCHE XIII

Genre *Syndinium*. Plasmode et dinospores (*in vivo*). × 1300, sauf 136, 137 et 144 × 950.

FIG. 136. Très jeune plasmode (*Synd.*) encapsulé (*caps.*), situé dans la paroi intestinale, dont il distend la basale, *bas.* Sur celle-ci se fixent des cellules migratrices (*leuc.*); le plasmode renferme des concrétions (*concr.*), *ép. int.*, épithélium intestinal ; *br.*, sa brosse ; *gland.*, cellules zymogènes.

FIG. 137. Portion périphérique d'un plasmode (*Synd.*) en voie d'extension dans les faisceaux musculaires, *m.*, du thorax ; *concr.*, concrétions ; *lob.*, lobe d'infiltration.

FIG. 138. Aspect d'un plasmode sans concrétions, à un fort grossissement. On distingue à peine les noyaux et leur structure. Le cytoplasme est absolument homogène.

FIG. 139. Aspect d'un plasmode altéré par compression à l'intérieur du Copépode. Les noyaux sont devenus réfringents et le cytoplasme granuleux.

FIG. 140. Aspect d'un plasmode altéré et diffluent au contact de l'eau de mer.

FIG. 141. Aspect d'un plasmode à concrétions.

FIG. 142. Aspect d'un plasmode à concrétions, au moment du clivage. Au-dessous, clivage d'une concrétion.

FIG. 143. Masse résultant d'une première fragmentation du plasmode, montrant les noyaux et dans le cytoplasme les trichites résultant du clivage des concrétions.

FIG. 144. Futures dinospores dans l'antennule.

FIG. 145. Masse polyénergide (les noyaux ne sont pas visibles) à la surface de laquelle se dessinent les sillons (*sil.*) des futures dinospores. Les flagelles (*fl.*) ont déjà poussé et les trichites (*trich.*) ont pris la disposition régulière qu'ils montrent dans la dinospore mûre (fig. 146) le long du sillon longitudinal. (*Corycœus venustus*).

FIG. 146. Dinospores mûres (macrospores) à un seul tour de spire, à trichites localisés le long du sillon longitudinal qui est rectiligne. *sil. long.*, sillon longitudinal ; *sil. h.*, sillon hélicoïdal ; *fl. a.*, flagelle axial ; *fl. h.*, flagelle hélicoïdal ; *trich.*, trichites. (*Corycœus venustus*).

FIG. 147. Dinospore fixée par un pédicule mucilagineux sur la cuticule d'un *Corycœus venustus. trich.*, trichites

FIG. 148. Dinospores mûres (macrospores) à un tour et demi de spire, à sillon longitudinal légèrement spiral, et à trichites uniformément répartis. (*Paracalanus parvus*).

FIG. 149. Dinospores mûres (macrospores) à deux tours de spire, sillon longitudinal très spiral, trichites uniformément répartis. Inversion des pôles. (*Corycœus venustus*).

FIG. 150. Dinospores mûres (microspores α) trapues sans pyrénoïde (*Paracalanus parvus*)

FIG. 151. Dinospores mûres (microspores β) élancées, à pyrénoïde postérieur, dont deux non encore complètement individualisées. (*Paracalanus parvus.*).

FIG. 151*bis*, Dinospores de *Syndinium ?* d'une carapace vide d'*Oïthona similis.* × 130.

PLANCHE XIV

Syndinium turbo. Cytologie

(Bouin-Duboscq, sauf 155 au Flemming, Hematoxyline ferrique). × 130 sauf 152 × 180.

FIG. 152. Coupe sagittale d'un *Paracalanus parvus* ♀ adulte dont la cavité générale est remplie du plasmode parasite. *int.*, intestin ; *œs.*, œsophage ; *nerv.*, système nerveux ; *ao.*, aorte ; *n.*, noyaux du plasmode.

FIG. 153. Portion d'une coupe subsagittale d'un *Paracalanus parvus* à trois pléonites, montrant à côté du rudiment génital (*gon.*), un jeune plasmode encapsulé accolé à l'épithélium digestif. *cut.*, cuticule du copépode ; *hyp.*, hypoderme ; *gland.*, cellule glandulaire stomacale ; *muscl. circ.*, muscle circulaire de l'intestin ; *membr.* membrane d'enveloppe de l'intestin ; *caps.*, capsule fibreuse autour du parasite ; *nucl.*, nucléole ; *chrom.*, chromosome. On remarquera ici comme dans les autres figures de noyaux en activité la fixité du nombre des chromosomes (10).

FIG. 154. Portion d'une coupe de *Paracalanus parvus*, montrant le plasmode en pleine prolifération. (Mêmes lettres qu'en 153.)

FIG. 155. Noyaux en mitose d'un plasmode comme celui de la figure 154, mais fixé au Flemming fort.

FIG. 156. Portion d'une coupe de plasmode de *Syndinium* qui coexistait dans l'hôte avec un plasmode d'*Atelodinium microsporum*. Le ralentissement des divisions a permis de saisir la structure du noyau syndinien au repos. *n. synd.*, noyau syndinien ; *n. at.*, noyau atelodinien.

FIG. 157. Coupe d'une portion de plasmode avec noyaux au dernier stade de la pycnose.
FIG. 158. Portion de frottis effectué avec un plasmode en voie de résolution. On y voit des masses présporales de diverse importance dont les noyaux sont à un stade rappelant les stades en bouquet d'une spermatogénèse.
FIG. 159. Portion d'un frottis de plasmode présporal un peu plus avancé que le précédent. Les noyaux sont beaucoup plus condensés.
FIG. 160. Portion de coupe d'une antennule de *Paracalanus* renfermant des dinospores individualisées.
FIG. 160*bis*. Dinospores mûres (frottis d'un Copépode rempli de ces éléments).

PLANCHE XV

Paradinium Poucheti (in vivo)

FIG. 161. Région dorsale d'*Acartia clausi*, où l'on voit entre le tube digestif (*ép. int.*, épithélium intestinal) et l'aorte (*ao.*) des éléments amoeboïdes agrégés en réseau (filoplasmode initial) qui représentent le parasite (*Par.*). *gr.*, globule adipeux dans la paroi intestinale ; *tég.*, tégument dorsal du copépode. × 210.
FIG. 162. Région dorsale d'*Acartia clausi*. Le plasmode (*Par*) est constitué. Il s'étend par lobes ; *cœ.*, cœur, *gland.* cellules zymogènes de l'intestin (*int*). × 210.
FIG. 163. Région dorsale d'une *Acartia clausi*. Le plasmode devient massif par places. Il s'étend sous forme de lames ou de trabécules. On distingue la lame pariétale (*l. par.*), et la lame viscérale (*l. visc.*) × 210.
FIG. 165. Gonosphère peu après sa formation. L'enveloppe gélifiée (*gel.*) a agglutiné des particules minérales, *coq.*, coque protégeant la gonosphère ; *n.*, noyaux du plasmode. × 450,
FIG. 166. Gonosphère dessinée une heure après l'évacuation. La couche gélifiée commence à se dissoudre ; le plasmode s'est résolu en éléments amoeboïdes (*am.*). × 450.
FIG. 167. Eléments amoeboïdes (futures spores) associés en chaîne (filoplasmode présporal) dessinés après écrasement de la gonosphère. *n.*, noyau ; *psdp fil.*, pseudopode filiforme, *psdp dig.*, pseudopode digitiforme. × 1300.
FIG. 168. Gonosphère mûre dont l'enveloppe gélifiée s'est dissoute et d'où les spores sont prêtes à sortir. *n.*, noyau d'une spore. × 450.
FIG. 169. Amibe résultant peut-être de la transformation d'une bodonispore. × 2000.
FIG. 170. Flagellispores (bodonispores) telles qu'elles sortent de la gonosphère. *n.*, noyau ; *b.*, bec antérieur; *sil. h.*, sillon hélicoïdal rudimentaire, et son flagelle (*fl. h.*). La bodonispore est vue par le sommet. × 1300.

PLANCHE XVI

Genres *Atelodinium* et *Paradinium* (In vivo)

FIG. 171-176. *Atelodinium parasiticum*
FIG. 171. Jeune *Paracalanus parvus* à trois pléonites montrant la végétation du plasmode (*At.*) au début. *gland.* région glandulaire du tube digestif ; *nerv.*, système nerveux ; *cœ*, cœur ; *ao.*, aorte. × 140.
FIG. 172. *Paracalanus parvus* envahi montrant la différenciation du parasite en plasmode quiescent (*At.*) et blastodes (*blast.*). On y voit aussi le manchon plasmodial périnerveux. × 140.
FIG. 173. *Paracalanus parvus* dont le plasmode est entièrement quiescent. × 140.
FIG. 174. Lobe de jeune plasmode accolé à l'épithélium glandulaire du tube digestif (comparer avec un *Syndinium* au même stade, fig. 136). *n.*, noyau ; *nucl.*, nucléole. × 1300.
FIG. 175. Fragment d'un plasmode comme celui que représente la fig. 172. A gauche un blastode (*blast.*), à droite le plamsode quiescent. × 1300.
FIG. 176. Fragment d'un plasmode entièrement quiescent comme celui que représente la fig. 173 *n.*, noyau. × 1300.
FIG. 177. *Atelodinium microsporum*. Fragments de plasmode expulsés par écrasement du *Paracalanus*, et arrondis au contact de l'eau de mer. Pas de sécrétion gélifiée comme chez *Paradinium Poucheti*. × 1300.
FIG. 178. Spores d'*Atelodinium microsporum*. × 1300.
FIG. 179. Spores à rostre d'identité incertaine. × 1300.
FIG. 180. Masse de deux spores non encore individualisées simulant une copulation. × 1300.
FIG. 181-183. *Paradinium* d'identité incertaine. × 1300.
FIG. 181. Sac sporifère accolé à la furca d'*Oithona plumifera*, correspondant à la gonosphère de *P. Poucheti* au stade de filoplasmode de présporal. *am.*, élément amoeboïde. × 280.
FIG. 182. Masses plasmodiales expulsées par l'anus d'un jeune *Clausocalanus arcuicornis*. × 200.
FIG. 183. Une des deux masses plus grossie montrant les petits pseudopodes dactyliformes superficiels, qui témoignent de l'activité amiboïde du plasmode. × 450.

PLANCHE XVII

Genres *Paradinium* et *Atelodinium*. Cytologie. × 1300 sauf 184 × 180.

Fixation Bouin-Duboscq. Coloration à l'hématoxyline ferrique

FIG. 184-186. *Paradinium Poucheti.* Cytologie.

FIG. 184. Coupe oblique, subfrontale d'*Acartia Clausi* dont la cavité générale est encombrée par le plasmode parasite. *œs.*, œsophage ; *int.*, intestin ; *nerv.*, système nerveux (ganglion cérébroïde) ; *muscl. l.*, muscles coupés longitudinalement ; *muscl. t.* muscles coupés transversalement ; *ao.*, aorte ; *lac.*, lacune circulatoire ventrale ; *bl.*, blastode ; *pl. q.* 1 ; plasmode quiescent au premier stade ; *pl. q.* 2, plasmode quiescent au second stade.

FIG. 185. Fragment du plasmode montrant des blastodes (*bl.*), le plasmode quiescent au premier stade, *pl. q.* 1 et au second stade, *pl. q.* 2, à noyaux auréolés.

FIG. 186. Gonosphère colorée en masse et dessinée en coupe optique. *n.*, noyau ; *pycn.*, noyau en pycnose ?

FIG. 187-188. *Atelodinium microsporum.*

FIG. 187. Fragment du plasmode développé au contact du tube digestif (région glandulaire, *gland.*).

FIG. 188. Fragment d'un plasmode à chromatine très basophile.

FIG. 189-190. *Atelodinium parasiticum.*

FIG. 189. Jeune plasmode en voie de prolifération autour du système nerveux, *nerv.*; *bl.*, blastodes dont un montre tous ses noyaux en mitose ; *pl. q.*, plasmode quiescent.

FIG. 190. Plasmode sénescent, et blastode, *bl.*, enclavé.

FIG. 191-193. *Spores à rostre.*

FIG. 191-192. Stade en bouquet et formation du blépharoplaste (*bph.*).

FIG. 193. Deux spores montrant le blépharoplaste aciculé (*blph.*) ; *n.*, noyau.

PLANCHE XVIII

Genres *Trypanodinium* et *Neresheimeria*

FIG. 193-194. *Trypanodinium ovicola.* × 2000.

FIG. 193. Dinospore mûre.

FIG. 194. Sac ovigère d'*Oithona minuta* montrant un œuf non segmenté, *œ*, un œuf segmenté, *œ. seg.*, et deux œufs (*œ. par.*) dont le cytoplasme a été remplacé par une masse plasmodiale. Les autres œufs sont réduits à leur coque vide. × 500.

FIG. 195-200. *Fritillaria pellucida* et *Neresheimeria catenata.*

FIG. 195. Plaque syncytiale d'un testicule non mûr (*test.*) ; *n. sync.*, un noyau de l'organe syncytial. La plaque est encore éloignée de la marge postérieure du corps, qui n'est pas représentée. × 670.

FIG. 196. Plaque syncytiale d'un testicule presque mûr, déjà rapprochée de la marge postérieure du corps (*b.*). × 670.

FIG. 197. Plaque syncytiale d'un testicule mûr, écrasée entre celui-ci et la paroi postérieure du corps (*b.*). × 670.

FIG. 198. Parasite jeune montrant la différence de structure entre ses noyaux (*n.*) et ceux appartenant à la plaque syncytiale (*n. sync.*) dans laquelle il est logé et dont il a produit l'hypertrophie. Les rhizoïdes antérieurs (*rh. ant.*) et postérieurs (*rh. post.*), l'étui (*et.*) appartiennent à la plaque syncytiale. × 500.

FIG. 199-200. Sporosphères de *Neresheimeria* en bipartition, à l'état libre. × 390.



Les dix-huit planches de ce mémoire
seront envoyées aux Abonnés
ultérieurement.



ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 59, p. 477 à 508.
25 avril 1920

SUR LA SPERMATOGÉNÈSE CHEZ MUREX TRUNCULUS L., APORRHAIS PES PELICANI L., FUSUS SP. ET NASSA RETICULATA L.

PAR

VICTOR SCHITZ

La présente note clôt la série de recherches sur le dimorphisme des éléments séminaux chez les Mollusques Prosobranches, entreprises encore en 1915. Cette étude, comme mes travaux précédents, a été effectuée à la Station Zoologique Russe de Villefranche-sur-Mer. Malgré toutes les difficultés provoquées par la guerre, j'ai pu me procurer un certain nombre de ces Mollusques comprenant les espèces suivantes : *Columbella rustica* L. et *C. scripta* L., *Cerithium vulgatum* BRUG., *Bittium reticulatum* DA COSTA, *Turitella triplicata* BROCCHI, *Murex trunculus* L., *Aporrhais pes pelicani* L., *Fusus sp.*, *Nassa reticulata* L., *Conus mediterraneus* L. *et Vermetus cuvieri* RISSO (*arenarius* L.).

Ayant laissé de côté les deux dernières espèces, déjà étudiées par KUSCHAKEWITSCH (**1912, 1913**), je me suis occupé des autres Prosobranches ci-dessus énumérés. L'évolution des éléments séminaux de *Columbella, Cerithium, Bittium* et *Turitella* étant déjà décrite dans mes notes précédentes (**1916, 1920**), il me reste d'exposer ici celle de *Murex, Aporrhais, Fusus* et *Nassa.*

La spermatogénèse chez *Murex* (*brandaris* et *trunculus*) a été l'objet d'étude de la part de KOEHLER, STEPHAN et LAMS. L'ancien travail de KOEHLER (**1889**) traite la question d'une manière incomplète et contient parmi les observations justes un certain nombre d'autres, erronées ; ceux de STEPHAN (**1903** *a*, *b*, *d*) et LAMS (**1910**) ont le caractère de notes pré-

liminaires et ne sont pas accompagnés des dessins, ce qui rend parfois très difficile leur interprétation. Je ne suis pas toujours d'accord avec ces deux derniers auteurs ; les divergences qui existent entre nous seront discutées au cours de l'exposé de mes propres recherches sur ce sujet.

La spermatogénèse chez *Nassa* et *Fusus* a été à peine effleurée par STEPHAN (1903, *a*, *c*); celle d'*Aporrhais* n'a pas encore été étudiée.

Les spermies de tous ces mollusques ont été étudiées par SCHENK (1874-1875), VON BRUNN (1884), KUSCHAKEWITSCH (1910) et surtout par RETZIUS (1906, 1909, 1912). Ce dernier auteur, qui s'est occupé uniquement de la structure des spermatozoïdes mûrs, donne dans ses mémoires une description complète des éléments séminaux adultes de deux types chez divers Prosobranches, accompagnée d'excellents dessins.

Pour l'étude de la spermatogénèse de mollusques énumérés j'ai employé la même technique que pour les autres Prosobranches, c'est-à-dire je me suis servi principalement des fixateurs à base d'acide osmique (BENDA, les deux mélanges de CHAMPY, MEVES, FLEMMING, HERMANN). Pour les frottis je faisais recours le plus souvent au liquide de BOUIN et à la coloration d'après BOINDI, sans négliger pourtant les fixateurs à l'acide osmique et les colorations avec de l'hématoxyline ferrique, fuchsine acide et violet de gentiane. Les frottis étant tout-à-fait indispensables pour l'étude de l'évolution des éléments séminaux atypiques, je voudrais donner quelques indications sur le mode de leur préparation, d'autant plus que certains auteurs paraissent méconnaître cette simple et excellente méthode. Ainsi, par exemple, KUSCHAKEWITSCH (1913) parle de minutieuses précautions qu'il faut strictement observer afin d'obtenir de bons résultats. Il préconise une méthode compliquée qui consiste en ce que les spermatozoïdes mûrs, après avoir été dilués avec de l'eau de mer, sont portés à l'aide d'un pinceau mou à la surface d'une lamelle très bien nettoyée. L'on doit manier prudemment le pinceau, en tâchant d'effleurer à peine la surface de la lamelle pour ne pas écraser les spermatozoïdes. Après avoir obtenu de cette façon une couche de spermatozoïdes sur le verre, on le pose, face dessous, dans le fixateur. Pour consolider ces préparations, il faut les enduire d'une mince couche de celloïdine qui doit être dissoute avant la coloration.

Malgré toutes ces précautions, pour la plupart complètement inutiles et quelquefois même nuisibles, comme me l'a montré mon expérience, on n'obtient « une masse suffisante de spermatozoïdes atypiques parfaitement fixés » qu'à la condition que le verre ait été nettoyé avec le plus

grand soin et que l'eau l'ait bien mouillé. L'auteur avoue que « chez certaines formes pendant l'étalement du liquide séminal sur le couvre-objet, on écrase et déforme très facilement, même si l'on a recours au pinceau le plus mou, les gros et tendres spermatozoïdes atypiques ; il arrive aussi que les spermatozoïdes restent pris parmi les poils du pinceau. »

De mon côté je suis arrivé à la conclusion que pour obtenir de bonnes préparations, il faut : 1° éviter autant que possible le contact avec l'eau ; 2° ne pas se servir d'un pinceau, mais d'une aiguille plate à dissection, ou mieux encore d'une spatule ; 3° employer pour les frottis les lames et non les lamelles ; 4° après la fixation et coloration monter au beaume de Canada ou à la gomme de Damar. Si l'on ne veut obtenir que des spermatozoïdes adultes, il faut prendre les animaux complètement mûrs ou, mieux encore, ceux qui sont en train de vider leurs testicules, et de faire couler le liquide séminal directement sur la surface de la lame, en observant que la couche soit suffisamment mince. Si l'on veut avoir aussi d'autres stades de développement des éléments séminaux, il faut prendre un petit morceau de testicule et l'écraser avec une aiguille anatomique ou une spatule, en couvrant la surface du porte-objet avec la masse qui s'écoule. Dans les deux cas, la lame doit être plongée immédiatement dans le fixateur, dans lequel on la pose de manière que la couche à fixer soit baignée par le liquide. *Il faut prendre soin que le liquide testiculaire ne se dessèche pas avant la fixation, car de cela dépend la réussite de la préparation.* Il suffit que les frottis restent dans le fixateur (Bouin, ou mélange osmique quelconque) 10-20 minutes, mais un séjour beaucoup plus prolongé (jusqu'à plusieurs jours), surtout dans le liquide de Bouin ne nuit nullement. De cette façon on obtient d'excellentes préparations contenant tous les stades de développement ; les spermatozoïdes, même les plus longs, comme ceux d'*Aporrhais*, restent pour la plupart intacts et inaltérés.

En plus des coupes et des frottis, je faisais des observations *in vivo*, en les comparant avec les résultats acquis par l'étude des préparations fixées.

Épithélium germinatif. — Ayant exposé la structure de l'épithélium germinatif chez *Columbella* (1916), *Cerithium*, *Bittium* et *Turitella* (1920), je ne reviendrai plus là-dessus à propos de *Murex*, *Aporrhais*, *Fusus* et *Nassa*, car les traits principaux restent partout les mêmes, c'est-à-dire que l'épithélium germinatif est constitué par une masse plasma-

tique dans laquelle sont plongés les noyaux indifférents, les cellules nutritives et les jeunes stades des éléments séminaux. Cette masse syncytiale, plus ou moins liquide à l'état vivant, remplit tous les espaces intercellulaires.



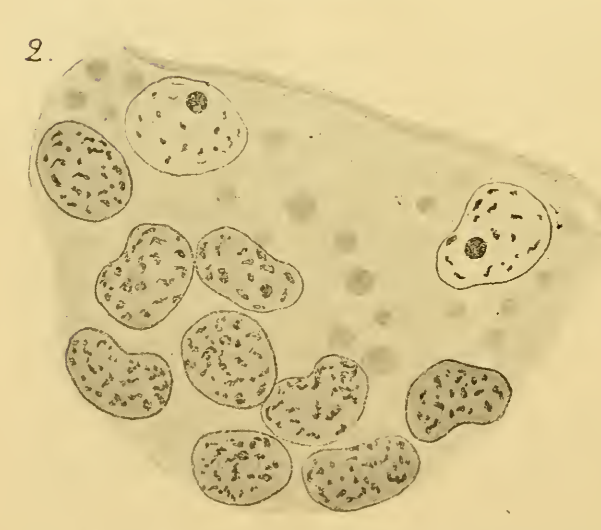


FIG. I. *Murex trunculus. 1*, une partie de la paroi du tube séminifère montrant les spermatogonies typiques et noyaux indifférents (les gros noyaux clairs) ; *2*, une partie de l'épithélium germinatif avec des spermatogonies atypiques et les noyaux indifférents. × 2400.

I. **Murex trunculus L. et Aporrhais pes pelicani L.**

a. — Lignée typique

Spermatogonies. — Les spermatogonies typiques, très petites chez *Murex* et *Aporrhais*, ont une forme ovale ou arrondie. Aux stades jeunes elles paraissent être dépourvues du revêtement cytoplasmique, leurs noyaux nus étant directement plongés dans le plasma commun de l'épithélium germinatif (fig. I, *1*). Il est intéressant de remarquer qu'à la conclusion presque identique est arrivé Reinke (1914) pour *Strombus* : « The cytoplasm of the spermatogonia forms a thin sheath around their nuclei and *the cell-walls are so*

delicate that very often it is impossible to distinguish them in the cytoplasm of the surrounding syncytium [1].

Comme chez les autres Prosobranches, les noyaux spermatogoniaux typiques se distinguent des noyaux des spermatogonies atypiques en ce sens que leur réseau nucléaire est plus fin et que la forme du noyau est plus régulière (fig. I, *1*, *2*). La présence d'un ou de deux nucléoles est assez caractéristique. Les spermatogonies occupent toujours la partie périphérique du tube séminifère ; au fur et à mesure de l'évolution des éléments séminaux, elles sont repoussés par de nouvelles générations vers la lumière du tube. Quant à la division spermatogoniale, elle ne présente aucune particularité digne d'être signalée. Les figures de division se rencontrent rarement.





FIG. II. *Murex trunculus*. *1*, divers stades du développement des spermatocytes typiques. Les trois noyaux clairs (en bas) — noyaux indifférents ; *2*, spermatides typiques avec des noyaux spermatogoniaux atypiques dépourvus encore du revêtement cytoplasmique et un noyau indifférent (noyau clair). × 2400.

SPERMATOCYTES DE Ier ORDRE (fig. II, *1*). — Au début de son développement le jeune spermatocyte ne se distingue guère de la spermatogonie ; nous retrouvons

1. Non souligné dans l'original.

presque la même taille de la cellule et le même aspect du noyau. Mais peu à peu le fin réseau nucléaire, avec de minuscules grumeaux chromatiques épars sur ses travées, commence à se transformer en un long et mince filament chromatique entortillé qui, en s'épaississant, se rompt en plusieurs morceaux. Ces derniers se scindent longitudinalement, et chaque moitié, ainsi formée, commence à devenir plus épaisse et plus courte. Ce processus aboutit finalement à la formation des chromosomes.

Les mitochondries ne font pas défaut ni chez *Murex*, ni chez *Aporrhais* ; mais tandis que chez ce dernier mollusque elles sont peu nettes aux stades jeunes du développement du spermatocyte, chez le premier elles sont toujours bien visibles et on peut les déceler aisément, même sur les frottis fixés par Bouin et colorés par Biondi. Ayant l'aspect de petits filaments ou de grains dans les jeunes spermatocytes, elles prennent pendant la division la forme de filaments sinueux assez longs (fig. IV, *14*).

Quoique ayant trouvé des stades de plaques équatoriales dans lesquelles les chromosomes paraissent se diviser longitudinalement, comme le décrit et dessine Kuschakewitsch (**1913**) chez *Conus* et *Vermetus* (ses dessins, 14, 15, 128 et 130), je persiste à les considérer, pour des raisons exposées dans mes notes précédentes (**1916, 1920**), comme des jeunes anaphases vues de pôle avec des chromosomes à peine séparés l'un de l'autre. Les chromosomes se mettent « verticalement » au fuseau de la première division de maturation et se rompent transversalement (fig. III). Il est très difficile, vu la petitesse des éléments et l'entassement des chromosomes, d'établir avec précision leur nombre ; en tous cas, il ne doit pas être inférieur à 12, plutôt plus élevé.

Spermatocytes de IIe ordre. — On distingue facilement les spermatocytes de IIe ordre de ceux de Ier, car ils sont plus petits, leurs chromosomes plus courts et tout le fuseau plus serré (fig. IV, *1-4*).

Au cours de la division, les mitochondries, sous forme de filaments, se rangent autour du fuseau pour être distribuées entre les deux spermatides issues de cette division.

Spermatides et spermiogénèse. — La seconde cinèse de maturation achevée, les cellules filles restent quelque temps liées l'une à l'autre par des filaments fusoriaux. Le cours de la spermiogénèse rappelle vivement ce que nous avons vu chez les autres Prosobranches. Le processus

commence par relâchement du noyau fortement contracté à la télophase de la IIe division de maturation. Les blocs de chromatine se dissolvent peu à peu dans le suc nucléaire, ce qui provoque sa forte colorabilité. Un petit nucléole devient visible ; on peut le suivre pendant quelque temps, mais finalement il disparaît. L'intérieur du noyau devient de plus en plus clair, et la chromatine commence à s'accumuler à sa périphérie.



FIG. III. *Murex trunculus*. Spermatocytes typiques de Ier ordre en division. A droite, noyaux appartenant aux spermatogonies atypiques. × 2400. (Le testicule ayant été fixé par FLEMMING, les mitochondries ne sont pas visibles).

Bientôt on se trouve en présence d'une boule claire aux contours fortement colorables, pareille à celle que nous avons vue chez *Cerithium*, *Bittium* et *Turitella* avec cette seule différence que chez *Murex* et *Aporrhais* on aperçoit au pôle postérieur un orifice circulaire qui va être bouché aux stades suivants par la baguette centrosomique (fig. IV, *7* ; II, *2*). Cette dernière en se développant aux dépens du corpuscule central proximal accolé au noyau, entre par l'ouverture mentionnée dans la tête du spermatozoïde et la traverse dans toute sa longueur en formant ainsi « le

bâtonnet intranucléaire ». On aperçoit bientôt une accumulation de chromatine dans la partie postérieure de la vésicule nucléaire ; elle s'étend peu à peu à sa partie antérieure. Du suc nucléaire il ne reste alors qu'une gouttelette au pôle antérieur qui disparaît à son tour aux stades plus avancés (fig. IV, *9* ; II, *2*). Ainsi, toute la tête du spermatozoïde, sauf dans son milieu, devient chromatique ; son évolution ultérieure n'est qu'un accroissement et qu'un étirement progressifs. Le bâtonnet intranucléaire reste très net pendant tous ces changements (fig. IV, *10-13*). Sur des préparations colorées par l'hématoxyline ferrique il apparaît comme un véritable canal, rempli d'une substance incolore (fig. IV, *12*), et comme une baguette sur des préparations colorées par BENDA (fig. IV, *11*, *13*). La dernière méthode nous révèle des détails qui échappent si l'on emploie une autre coloration. On trouve notamment que le bâtonnet se compose de deux parties : l'une, inférieure, basale, plus épaisse, toujours très nette ; l'autre, supérieure, très mince, parfois à peine

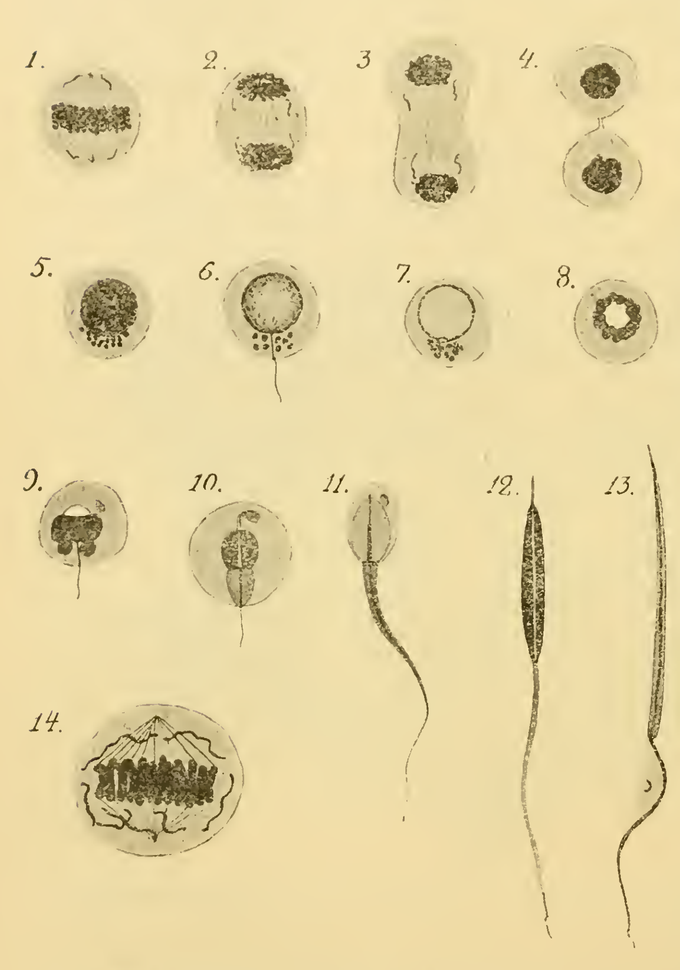


FIG. IV. *Murex* **trunculus**. Spermiogénèse dans la lignée typique ; *1-4* : division du spermatocyte de IIe ordre ; *5*, jeune spermatide ; *6*, *7*, spermatides plus âgées ; *8*, couronne de mitochondries, vue du pôle postérieur du noyau ; *9-13*, stades successifs de la formation du spermatozoïde ; *14*, spermatocyte de 1er ordre en division montrant les mitochondries (fix. BENDA). × 2400.

perceptible, qui lie la partie basale avec le sommet de la tête (fig. IV, *11*). Cette dernière est surmontée d'un acrosome ayant la forme d'un mince bâtonnet. Son origine est la même que chez d'autres Prosobranches : il naît, avec la participation de l'idiozome, aux dépens du bâtonnet intranucléaire. En effet, en examinant les stades qui précèdent immédiatement la formation de l'acrosome on se rend compte que le bâtonnet intranucléaire perce le sommet de la tête du spermatozoïde et forme ainsi une petite saillie ; l'idiozome s'approche d'elle et s'accolle à cette petite baguette (fig. IV, *10*). Peu après, l'idiozome s'éloigne, et le petit prolongement du bâtonnet intranucléaire devient, en se développant, l'acrosome définitif.

Ainsi, mes observations confirment les données de STEPHAN (1903, *d*) qui dit que « chez *Murex trunculus* le noyau est traversé dans sa hauteur par un véritable canal ; dans les phases du début, le noyau, vu par son pôle postérieur, présente en son milieu une ouverture circulaire, semblant faite à l'emporte-pièce. Une baguette centrosomatique passe dans ce canal dans toute sa longueur pendant les premières phases de l'allongement de la tête ; je ne puis pas dire si elle persiste longtemps. » De mon côté j'ai réussi à constater la présence du bâtonnet intranucléaire aux stades beaucoup plus avancés que ceux décrits par STEPHAN, et à le suivre jusque dans le spermatozoïde adulte.

Les mitochondries participent à la formation de la pièce moyenne du spermatozoïde en passant par tous les changements caractéristiques constatés par moi chez *Columbella* (1916), *Cerithium*, *Bittium* et *Turitella* (1920).

L'évolution du filament axil et le sort des corpuscules centraux ne diffère non plus de ce que nous avons vu chez ces Mollusques.

SPERMATOZOIDE. — Le spermatozoïde adulte de *Murex trunculus* (fig. V, *2*, *3*) se compose d'une longue tête, coiffée d'un mince acrosome, d'une pièce intermédiaire ou moyenne, d'une longueur à peu près égale à celle de la tête, et d'un mince filament caudal. La tête est attachée à la pièce moyenne par un anneau centrosomique dérivé du corpuscule central proximal ; le corpuscule distal, sous forme d'un grain minuscule, marque l'extrémité postérieure de la pièce moyenne [1]. Le spermatozoïde d'*Apor-*

1. Après la macération on peut se rendre compte, comme l'a déjà signalé RETZIUS (1906), que la tête du spermatozoïde contient en son milieu le bâtonnet intranucléaire. Sous l'action des agents de macération ce dernier prend une forme spiralée et se détache très bien, coloré en rose par BIONDI, du vert de la substance de la tête légèrement contractée.

rhais pes pelicani possède une structure identique, mais sa tête est plus courte et les dimensions générales sont moindres que chez *Murex* (fig. v, *1*).



Fig. v. Spermatozoïdes typiques mûrs ; *1*, *Aporrhais pes pelicani* ; *2*, *3*, *Murex trunculus* ; *4*, *Fusus sp.* ; *5*, *Nassa reticulata* ; *3*, la tête du spermatozoïde légèrement macérée ; on aperçoit le bâtonnet intranucléaire sous forme d'une spirale. × 2400.

Retzius (**1906**, **1912**) donne une description pareille des spermies adultes chez *Murex* et *Aporrhais*.

b. — Lignée atypique

L'étude de l'évolution des éléments de la lignée atypique de *Murex* démontre, peut-être mieux que chez les autres Prosobranches, que la dénomination des stades jeunes du développement de l'élément séminal comme « *spermatogonies atypiques* » n'est pas tout-à-fait appropriée. En effet, les divisions spermatogoniales, intercalées ordinairement entre les deux générations des cellules séminales, spermatogonies et spermatocytes, font complètement défaut. Ainsi manque le seul critérium indiscutable de leur distinction, et il serait peut-être préférable de nommer les cellules-souches des spermatozoïdes atypiques « *spermatoblastes* », comme le fait Reinke (1914), ou choisir un autre terme quelconque. Néanmoins, pour cette note, je maintiens l'ancien terme « *spermatogonies atypiques* » que j'avais déjà employé dans mes travaux précédents. Je désignerai sous ce nom les plus jeunes stades du développement de l'élément typique à partir du noyau nu, plongé dans le plasma syncytial, jusqu'à la formation du corps cytoplasmique distinct et l'apparition de l'idiozome. A partir de ce stade j'appellerai l'élément séminal atypique « *spermatocyte atypique* » et aux stades plus avancés, lorsque commence la période du grand accroissement aboutissant à la formation du spermatozoïde, « *spermatides atypiques* ».

Spermatogonies. — Mes prédécesseurs, Stephan (1903, *b*) et Lams (1910), n'ont pu trouver les cellules-souches des spermatogonies typiques et atypiques.

Le premier auteur dit que « les éléments qui doivent donner naissance aux spermies apyrènes de *Murex brandaris* se différencient de ceux de la série séminale ordinaire pendant le cours de la période d'accroissement. » Mais il est très difficile de se rendre exactement compte de quelle façon se déroule cette différenciation et par quelles étapes elle passe, car tout le processus est décrit par Stephan trop sommairement : « Leur différenciation ne consiste pas seulement dans le développement plus grand que prend leur corps cellulaire ; elle est remarquable aussi par la structure que le cytoplasme acquiert de bonne heure ; il se produit une vacuolisation considérable. On voit d'abord apparaître une vacuole volumineuse en rapport intime avec l'idiozome ; cette vacuole grandit et d'autres apparaissent ; bientôt le processus a envahi toute la cellule qui prend un aspect spumeux. »

Le second auteur n'a pu établir la différence entre les spermatogonies typiques et atypiques : « Les spermatogonies sont souvent difficilement reconnaissables, et je ne puis pas encore établir des caractères différentiels certains entre les cellules-mères des spermatozoïdes filiformes et celles des spermatozoïdes vermiformes. Par contre, chaque espèce de spermatocytes se laisse distinguer sans peine. »

Or, j'ai réussi chez *Murex* à établir cette différence dont parle Lams [1]. Dans mes préparations, je trouvais constamment les jeunes spermatogonies atypiques dans la partie basale de l'épithélium germinatif, toujours groupées en amas, au voisinage immédiat des noyaux indifférents. Elles sont alors complètement dépourvues du revêtement cytoplasmique, étant réduites aux noyaux nus, plongés dans le plasma commun (fig. I, *2* ; II, *2* ; III). Peu à peu le plasma environnant se condense autour des noyaux en formant finalement le corps de la cellule. Les noyaux des spermatogonies sont généralement réniformes ou bien ovales ou elliptiques ; ils sont munis d'une épaisse membrane et d'un ou de deux nucléoles. Dans leur intérieur on trouve des blocs ou des grumeaux chromatiques d'une forme irrégulière, épars dans le suc nucléaire. Par l'ensemble de ces caractères on parvient à distinguer les spermatogonies atypiques de celles de la lignée typique encore aux stades, quand les unes et les autres sont représentées par leurs noyaux nus, dépourvus du revêtement cytoplasmique (fig. I, *1*, *2*).

A peu près à la même conclusion est arrivé Reinke (1914) à propos de *Strombus* : « In *Strombus* the large nucleated cell which becomes differentiated into the apyrene spermatosome can be traced back through a period of uninterrupted growth to a small cell, the apyrene spermatoblast, which is distinct from either the eupyrene spermatocytes or spermatogonia. This cell lies close to the walls of the lobules of the testis and may be surrounded by older cells of the same nature or by the general syncytium of the testis or partially by both. Two or three of these cells, lying in the syncytium and isolated from others of their kind, are frequently in close proximity to a nest of eupyrene spermatogonia and would be taken at first glance to belong to that nest. Closer and more careful examination, however, reveals certain distinct, if minute, differences between them and spermatogonia. »

Ensuite, comme moyen de distinction des spermatogonies des deux

1. Chez *Aporrhais* il est presque impossible de distinguer, aux stades jeunes, les éléments de la lignée atypique de ceux de la lignée typique.

séries, l'auteur indique leur situation respective dans le tube séminifère ainsi que l'aspect du noyau. Il fait remarquer que le fait de la transformation successive du noyau du spermatocyte typique pendant la période de son accroissement peut nous servir comme critérium sûr de son origine, car le noyau de l'élément séminal atypique conserve son aspect primordial, caractéristique pendant la période initiale d'accroissement, jusqu'au commencement de la dégénération du noyau.

Ces données peuvent, d'après mes observations, être appliquées au *Murex.* Seulement je ne suis pas d'accord avec Reinke que « the cytoplasmic bodies of even the youngest spermatoblasts are inclosed by definite membranes ». Il me semble que le spermatoblaste figuré par l'auteur sur son dessin 8 (pl. II) ne soit pas le plus jeune stade du développement de l'élément atypique mâle ; du moins, je trouvais souvent des noyaux atypiques nus, comme je l'avais déjà dit plus haut, *sans aucune trace du revêtement cytoplasmique particulier*, plongés dans la partie basale de l'épithélium germinatif [1]. Par conséquent, l'absence du revêtement cytoplasmique ne peut être regardée comme moyen de distinction des éléments des deux types : les spermatogonies de la lignée atypique, ainsi que celles de la lignée typique n'acquièrent leur corps cytoplasmique que peu à peu, au fur et à mesure de la condensation du protoplasme autour de leurs noyaux. Ce fait rend encore plus vraisemblable la supposition que les noyaux « indifférents » donnent naissance aux éléments séminaux des deux séries d'autant plus que les noyaux nus se rencontrent toujours au voisinage d'eux.

Spermatocytes. — Stephan et Lams prétendent, tous deux, avoir trouvé dans la lignée atypique de *Murex brandaris* et *M. trunculus* [2] les deux divisions de maturation. Malheureusement ni l'un ni l'autre n'accompagnent leurs descriptions des dessins qui pourraient éclaircir ce phénomène compliqué. Ainsi Stephan (**1903** *b*) le décrit de la façon suivante :

« A une faible distance du noyau, primitivement dans l'idiozome et, plus tard, dans une des travées protoplasmiques qui séparent les vacuoles les unes des autres, on distingue deux corpuscules centraux. Lorsque la période d'accroissement a pris fin, ces corpuscules centraux se divisent

1. Pour l'étude des relations qui existent entre les noyaux spermatogoniales et le plasma syncytial, il faut recourir à la fixation d'après Benda, Meves ou Champy, seuls mélanges assurant une conservation plus ou moins parfaite du cytoplasme.

2. Ces deux auteurs se basent principalement sur la première espèce ; ils ne donnent que peu de détails sur la seconde.

un certain nombre de fois, de façon à former deux petits amas de granulations ; en même temps se produisent dans le noyau les processus qui amènent l'apparition des chromosomes.

Les deux groupes de corpuscules centraux se portent vers deux pôles opposés de l'élément ; les chromosomes se dispersent, sans passer par une phase d'aster bien marquée, entre les différentes vacuoles, contenues dans les travées protoplasmiques ; puis ils se rassemblent aux deux pôles, et la division cellulaire s'achève par étranglement.

Les spermatocytes de second ordre ainsi formés renferment plusieurs petits noyaux inégaux, provenant à la fois de ce que les chromosomes ne sont pas tous réunis en un seul noyau, et de ce que les noyaux formés peuvent se diviser directement ou bourgeonner. Ces spermatocytes vont se diviser une nouvelle fois, répartissant entre les deux nouveaux groupes de corpuscules centraux de petits noyaux peu modifiés. »

Lams (**1910**), de son côté, décrit les deux divisions de maturation du spermatocyte atypique. Contrairement à l'observation de Stephan (**1903** *b*), la première division n'aurait rien d'anormal, tandis que la seconde présenterait quelques particularités. A propos de cette dernière, l'auteur dit : « A leur tour, les spermatocytes de second ordre subissent la mitose ; mais celle-ci s'écarte d'une division indirecte ordinaire en ce sens qu'elle est pluripolaire : les filaments astériens traversent le cytoplasme en tous sens, en convergeant vers divers points de la périphérie de la cellule ; les amas chromatiques sont irrégulièrement répartis dans tout le cytoplasme. »

Or, mes observations sont en complète contradiction avec les données de Stephan et Lams. Non seulement je n'ai pas pu trouver les deux divisions de maturation, mais même les « tentatives de division », c'est-à-dire les processus dont parle Stephan et « qui amènent l'apparition de chromosomes », se rencontrent rarement chez *Murex* [1]. Plus d'une fois je me suis demandé, au cours de l'examen de mes préparations, quelles divisions prennent ces deux auteurs pour divisions de maturation de l'élément séminal atypique, et je n'ai pas pu résoudre cette question, malgré mes efforts assidus et quantité de préparations effectuées d'après les diverses méthodes. Les seuls stades de division, qu'on pourrait à prime abord attribuer aux spermatocytes atypiques, appartiennent en réalité aux spermatocytes typiques, car leur évolution en donne des preuves

1. Chez *Aporrhais* elles paraissent être plus fréquentes.

irréfutables. En effet, on peut facilement grouper tous les stades successifs du développement du spermatocyte typique aboutissant à la première division de maturation ; parfois on les trouve sur les coupes, placés l'un à côté de l'autre comme, par exemple, sur la figure II, *1* ; très souvent les figures caryocinétiques se rencontrent même par amas (fig. III). En les examinant, on s'aperçoit que, même sans tenir compte de leur situation habituelle parmi les spermatocytes typiques de Ier ordre, elles présentent quelques traits caractéristiques qui les distinguent des autres cinèses : les dimensions de la cellule, l'aspect des chromosomes plus ou moins allongés, placés « verticalement » dans le fuseau, enfin, la présence des mitochondries sous forme de filaments (visibles seulement sur les préparations appropriées, comme par exemple celles fixées par BENDA) (fig. IV, *14*). On n'observe pas, non plus dans ces cellules d'amas de corpuscules centraux dont parle STEPHAN.

Les figures de la seconde division de maturation dans la lignée typique, ainsi que les divisions spermatogoniales, sont également très caractéristiques, et par conséquent elles ne peuvent être confondues avec d'autres cellules en division.

Or, à part ces divisions, on ne trouve plus d'autres cinèses, excepté celles de cellules nutritives. Mais l'aspect, ainsi que la situation de ces dernières, sont tellement particuliers, qu'il est absolument impossible de les confondre avec d'autres éléments.

Alors, qu'est-ce qu'ont vu STEPHAN et LAMS ? Etaient-ce des spermatocytes atypiques pendant la période de la désagrégation de leurs noyaux, lorsque les fragments de ces derniers commencent à se répandre dans toute la cellule, simulant le début d'une division ? Ou bien l'aspect singulier des spermatocytes bi-et plurinucléaires [1], ainsi que la position de leurs idiozomes respectifs, les a induit en erreur, en leur faisant prendre ces images pour l'annonce d'une division imminente ? Ont-ils confondu, enfin, leurs « groupes de corpuscules centraux », en leur attribuant un rôle

1. En plus des spermatocytes atypiques normaux on trouve souvent chez *Murex* des éléments bi- et plurivalents (fig. VI, *3* ; VIII, *7*, *8* ; IX, *4*). Leur présence a été déjà signalée par STEPHAN (1903 *b*). Cet auteur suppose qu'ils proviennent de la division ou du bourgeonnement du noyau du spermatocyte, non suivis de cytodiérèse. D'après mes observations, par contre, leur origine est due à ce que deux ou plusieurs noyaux spermatogoniaux (j'en ai observé jusqu'à huit), encore nus, s'entourent d'un champ protoplasmique commun, et ils continuent indépendamment leur évolution. Tous les organites caractéristiques qui apparaissent successivement — idiozomes, mitochondries, corpuscules centraux, cils vibratils, faisceaux de fibrilles intracellulaires, — gardent leur indépendance jusqu'aux stades très avancés de la spermatogénèse. Les observations *in vivo* démontrent qu'ils se comportent comme des éléments normaux et présentent les mouvements caractéristiques, propres aux spermatides normales. Je ne suis pas sûr que ces éléments se transforment en spermatozoïdes atypiques normaux, n'ayant pas observé des spermies adultes multivalentes.

actif dans le cytodiérèse, avec les accumulations mitochondriales qui ont l'aspect, pendant certains stades, de champs protoplasmiques parsemés de grains fortement colorables, comme par exemple celle de la figure VI, 7 ? Je l'ignore [1]... Quoiqu'il en soit, je répète que je n'ai pas trouvé, ni dans les coupes ni sur les frottis, de divisions de maturation semblables à celles observées par STEPHAN et LAMS. Je dois remarquer d'ailleurs, qu'il est très difficile de se rendre exactement compte de ce qui se passe d'après une seule description, non accompagnée de dessins. Les figures, aussi nombreuses que possible, sont tout à fait indispensables pour permettre de s'orienter dans le développement compliqué des éléments séminaux de deux séries. En plus, ni STEPHAN ni LAMS n'indiquent pas la technique employée par eux ; pourtant c'est de cette dernière que dépend, comme nous allons voir, l'aspect de certains organoïdes.

Si nous confrontons maintenant les données de STEPHAN et LAMS avec les résultats auxquels sont arrivés les autres auteurs pour les divers Prosobranches, nous voyons que, sauf chez *Paludina* d'après MEVES (**1903**) et *Bythinia* d'après KEMNITZ (**1914**) [2], tous les deux mollusques d'eau douce, les divisions des spermatocytes atypiques manquent dans toute la série des Prosobranches, présentant le phénomène du dimorphisme des éléments sexuels mâles.

Ainsi, KUSCHAKEWITCH (**1913**) dit que chez *Vermetus* « die Spermatocyten erster Ordnung verwandeln sich unmittelber in die Spermatozoen, ohne eine Teilung durchzumachen. » Il est vrai, qu'à propos de *Conus* cet auteur prétend avoir trouvé une division de maturation dans la lignée atypique. Mais celle-ci évidemment n'a rien de commun avec les divisions de STEPHAN et LAMS, car elle a lieu lorsque les éléments séminaux sont déjà complètement dépourvus des noyaux (... « in den Spermatocyten keine Spur von Chromatin mehr enthalten ist. ») D'ailleurs, cette division est tellement singulière que l'auteur lui-même hésitait longtemps à la considérer comme telle. Tout d'abord il a cru se trouver en présence de deux spermatocytes accolés l'un à l'autre, ce qui a amené un aplatisse-

1. Il me reste encore une supposition, du reste peu probable, que dans le riche matériel que j'ai recueilli aux printemps (mars-juin) 1916 et 1918, les individus présentant les divisions spermatocytaires atypiques faisaient défaut, et que, par conséquent, les divisions de maturation, décrites par STÉPHAN et LAMS, ont lieu pendant une autre saison de l'année.

2. Je ne cite que pour mémoire le travail de KEMNITZ (**1914**) qui, après avoir étudié la spermatogénèse de *Bythinia tentaculata* L, a admis, en suivant MEVES, l'existence de deux divisions de maturation dans la lignée atypique de ce mollusque. Mais, étant donné que KEMNITZ n'a pas su démontrer avec suffisamment de clarté la présence de deux lignées chez *Bythinia*, ses résultats sont contestables ou au moins ils doivent être vérifiés par de nouvelles recherches.

ment de leurs parois de contact. Il n'a changé d'opinion qu'après avoir « eu la chance » de trouver deux fois des groupes de spermatocytes « welche ganz frei lagen und ohne allen Zweifel in der Teilung begriffen



FIG. VI. *Murex trunculus.* Série atypique ; *1, 2* spermatocytes atypiques (fix. FLEMMING) ; *3,* élément bivalent (frottis, BOUIN) ; *4-6,* spermatocytes (coupes ; BENDA). On aperçoit l'idiozome avec ses bâtonnets et mitochondries sous forme de filaments (*5*) ou de grains (*4, 6*) ; *7-9,* dégénération du noyau, formation des cils vibratils et des fibrilles intracellulaires. Mitochondries en un amas unique (*7*) ou formant deux accumulations au pôle antérieur (*9*). × 2400.

waren ». Mais comme, dans cette division, KUSCHAKEWITSCH n'a pu constater la présence d'aucun des organites caractéristiques pour la division (« Während derselben kann man weder Centriole, noch eine

archoplasmatische Strahlung, noch eine achromatische Spindel entdecken) ni même de la chromatine, son existence est au moins douteuse. Les figures sur lesquelles s'appuie l'auteur ne la prouvent nullement, et par conséquent elle doit être vérifiée par de nouvelles recherches.

De son côté Reinke (1914) dénie catégoriquement l'existence de divisions de maturation dans la lignée atypique de *Strombus* : « No division of any kind take place during the development of the spermatoblast. »

Enfin, mes propres recherches ont démontré l'absence de divisions de maturation dans la lignée atypique de *Columbella* (1916), *Cerithium*, *Bittium* et *Turitella* (1920).

Je n'ai pas observé, non plus, la vacuolisation du protoplasme au cours de l'accroissement du spermatocyte atypique dont parle Stephan, excepté dans les stades très avancés qui précèdent immédiatement la formation définitive du spermatozoïde. Sauf ces stades, pendant lesquels on aperçoit quelques vacuoles dans la petite parcelle de protoplasme en train de se résorber au bout du corps de spermatozoïde, on n'en trouve pas de traces. Il est vrai que chez *Murex*, ainsi que chez *Aporrhais*, on observe des corps vacuoliformes épars dans le cytoplasme ; cependant ce ne sont pas de vraies vacuoles protoplasmatiques, mais simplement des fragments du noyau en dégénérescence (fig. VI, *7-9*; VII; VIII, *3-6* ; IX). Leur génèse, suivie pas à pas à partir du début de la désagrégation du noyau jusqu'aux stades très avancés de la spermiogénèse, en donne des preuves certaines, surtout si l'on a recours aux frottis qui permettent de grouper les stades successifs de développement l'un à côté de l'autre. Enfin, la manière dont se colorent « les vacuoles » en question prouve aussi leur origine nucléaire : elles prennent avec élection la substance verte du mélange de Biondi et se distinguent ainsi très bien des autres corps d'une forme et taille semblables, mais colorées en rose-rougeâtre par ce réactif.

Dans le jeune spermatocyte de *Murex*, on aperçoit, à côté du noyau, l'idiozome sous l'aspect d'une agglomération protoplasmique un peu plus foncée que le reste ; chez *Aporrhais*, cet organite a une forme plus ou moins sphérique aux contours nets et fortement colorables. Selon la technique employée l'idiozome montre différents détails de sa structure. Ainsi sur les préparations fixées par Flemming on trouve dans cette formation un ou plusieurs grains fortement colorables ; par contre, si l'on a recours à la technique de Benda ou de Champy, on observe de minces

bâtonnets, droits ou recourbés, disposés autour de ce champ cytoplasmique, mais on ne constate pas la présence des grains. Il est intéressant de comparer ces résultats avec les données de KUSCHAKEWITSCH (1913), REINKE (1914), MEVES (1903) et PERRONCITO (1910). Le premier auteur s'est servi, entre autres, des liquides de HERMANN, FLEMMING et BENDA,

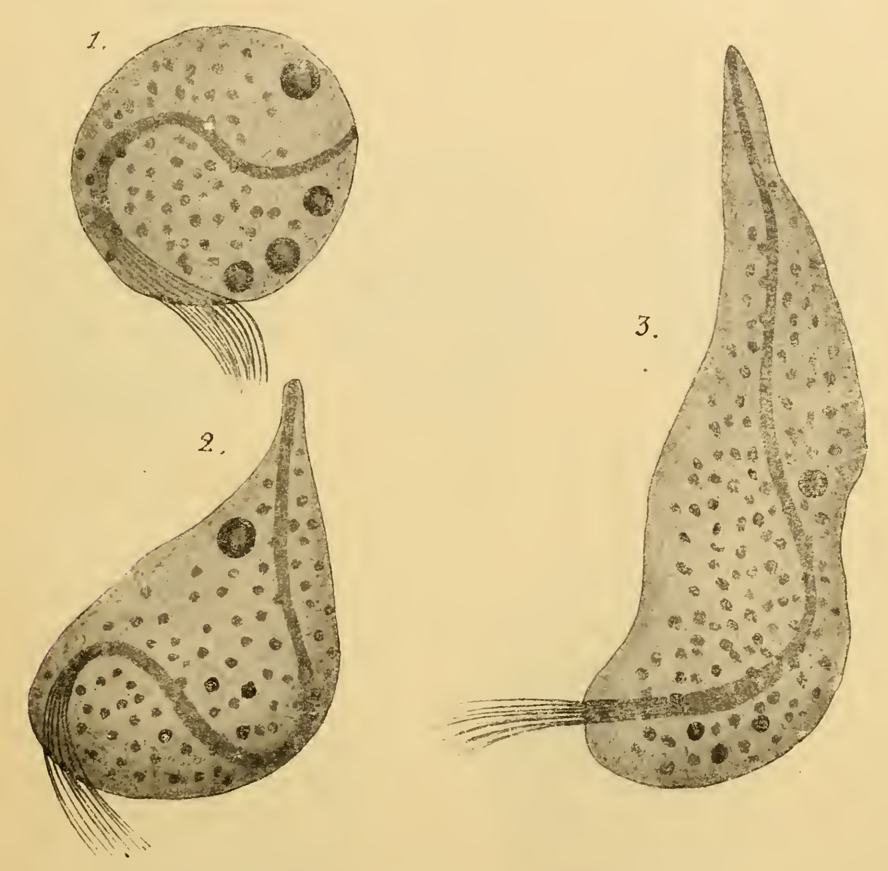


FIG. VII. *Murex trunculus.* Spermatides de la série atypique (frottis, BOUIN, BIONDI). Les gros corps noirs — débris du noyau ; les petits corps gris — inclusions protoplasmiques. × 2400.

le second du FLEMMING, le troisième principalement du HERMANN et le quatrième du mélange de GOLGI. Or, REINKE a observé (ses dessins 8-14) ce que j'ai pu constater sur mes préparations fixées par FLEMMING (fig. VI, *1*, *2*) ; l'analogie est vraiment frappante. Par contre, les détails révélés par l'emploi du liquide de BENDA, suivi de la coloration au violet-crystal ou simplement à l'hematoxyline ferrique (fig. VI, *4-6*), rappellent vivement les images de KUSCHAKEWITSCH (ses dessins 176-179) avec cette seule diffé-

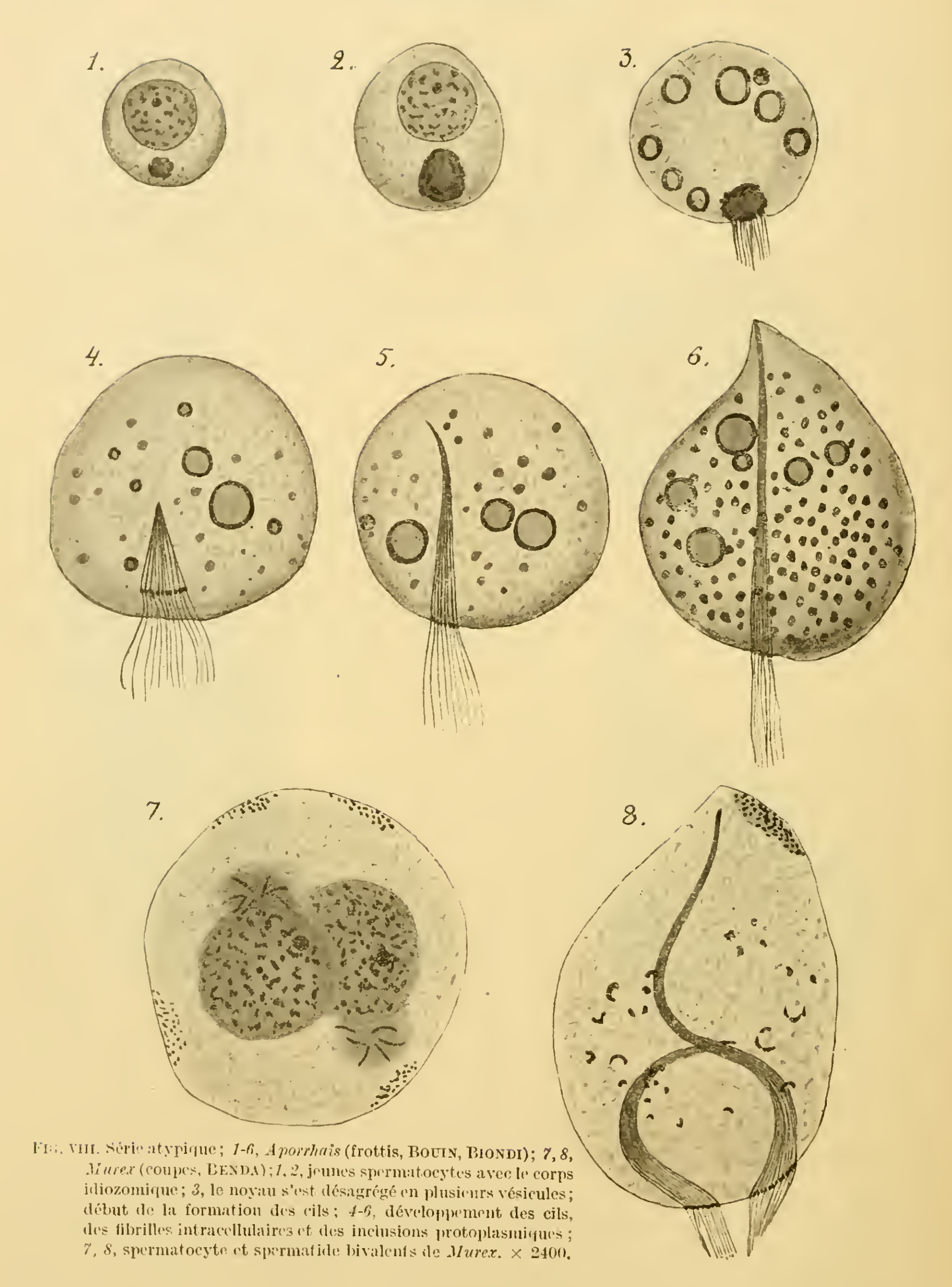


FIG. VIII. Série atypique ; *1-6*, *Aporrhais* (frottis, BOUIN, BIONDI) ; *7, 8*, *Murex* (coupes, BENDA) ; *1, 2*, jeunes spermatocytes avec le corps idiozomique ; *3*, le noyau s'est désagrégé en plusieurs vésicules ; début de la formation des cils ; *4-6*, développement des cils, des fibrilles intracellulaires et des inclusions protoplasmiques ; *7, 8*, spermatocyte et spermatide bivalents de *Murex*. × 2400.

rence que cet auteur a réussi de mettre en évidence sur la même préparation ce que j'ai trouvé séparément sur plusieurs, c'est-à-dire les bâtonnets periidiozomiques ensemble avec les grains colorables (corpuscules centraux).

MEVES décrit également un idiozome dans le spermatocyte atypique de *Paludina*, mais celui-ci paraît être dépourvu de bâtonnets periidiozomiques ; du moins l'auteur ne les figure pas. Par contre, on trouve dans son intérieur deux grains colorables qui donnent naissance ultérieurement à deux groupes de corpuscules centraux participant à la division de la cellule.

PERRONCITO, chez la même Paludine, trouve à la place de l'idiozome l'appareil réticulaire interne. Mais, comme le font remarquer à juste raison DUESBERG (1912) et KUSCHAKEWITSCH (1913), les éléments linéaires de cet appareil correspondent sans aucun doute aux bâtonnets periidiozomiques dont la présence a échappé à MEVES, et tout cet organite n'est qu'un idiozome.

Enfin, dans le travail de STEPHAN (1903 *b*), dont j'ignore la technique, on trouve une indication sur la présence de l'idiozome dans les spermatocytes atypiques de *Murex* ; mais malheureusement l'auteur ne précise pas davantage sa structure ; il se borne à signaler dans son intérieur l'existence de deux corpuscules centraux.

En plus des bâtonnets periidiozomiques, visibles même *in vivo*, on aperçoit, dans le cytoplasme du jeune spermatocyte des filaments qu'on pourrait à prime abord confondre avec les bâtonnets en question, mais leur position et surtout l'étude de leur évolution, démontre avec certitude leur origine mitochondriale (fig. VI, *4-7*). Ainsi, aux stades suivants ils se désagrègent en grains et occupent la périphérie de la cellule en formant des amas. Les grains devenant de plus en plus petits au fur et à mesure du développement du spermatozoïde, il est extrêmement difficile de les suivre jusqu'à la complète maturité de ce dernier. Par conséquent je ne suis pas fixé sur le rôle des mitochondries dans la lignée atypique de *Murex*.

STEPHAN (1903 *b*) et LAMS (1910) ne parlent pas des mitochondries dans la lignée atypique de *Murex*. Quant aux autres auteurs, MEVES (1900), dans les spermatocytes atypiques de *Paludina* [1], dessine des mitochondries sous forme de petits grains.

KUSCHAKEWITSCH (1913) admet chez *Conus* [2] leur participation à la

1. La technique employée par MEVES pour mettre en évidence les mitochondries (sublimé acétique, mordançage dans le rouge de Bordeaux, hématoxyline ferrique) ne peut être regardée comme appropriée à ces délicates formations. Il se peut que l'emploi de BENDA ou de CHAMPY révèlerait un autre aspect de mitochondries plus ressemblant à celui de *Murex*.

2. L'auteur n'a pas pu constater la présence des mitochondries dans les spermatocytes atypiques de *Vermetus*.

formation des éléments de soutien. Il dit notamment qu'aux dépens des mitochondries se développe « das System der fadenförmigen an der Oberfläche der Zelle angeordneten Stützelementen ». REINKE (1914), qui s'est



FIG. IX. *1-3*, *Aporrhais* ; stades consécutifs du développement de la spermatide atypique (frottis, BOUIN, BIONDI). Les vésicules aux contours noirs, caryomérites ; les boules grises, inclusions protoplasmiques. *4*, spermatocyte atypique trinucléaire de Murex (coupe, BENDA). × 2400.

servi du FLEMMING, décrit les mitochondries dans *Strombus*, mais je dois avouer que celles-ci, aux stades jeunes, ressemblent peu aux filaments mitochondriaux de *Murex* révélés par la méthode de BENDA. Quant aux stades plus avancés la ressemblance devient plus grande, surtout dans la

disposition des accumulations mitochondriales autour du faisceau de fibrilles intracellulaires.

Au cours du développement, les spermatocytes atypiques de *Murex* et *Aporrhais* subissent les mêmes changements importants qui sont propres aux spermatocytes de la lignée atypique des autres Prosobranches. Ces changements consistent dans la dégénération du noyau, dans l'accroissement considérable du corps et dans l'apparition des cils et des fibrilles intracellulaires.

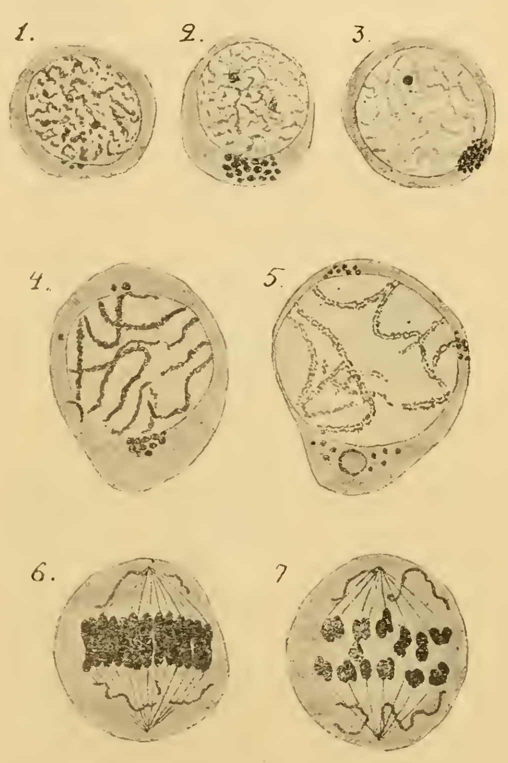


Fig. x. *Fusus* : série typique ; *1*, spermatogonie ; *2*, début du stade leptotène ; *3*, stade leptotène ; *4*, stade pachytène ; *5*, stade diplotène ; *6*, *7*, première division de maturation. Mitochondries sous forme de grains (*1*, *5*) ou de filaments (*6*, *7*). × 2400.

Le noyau conserve son aspect primitif pendant la période d'accroissement initial du spermatocyte, c'est-à-dire qu'il reste plus ou moins arrondi, avec des blocs chromatiques irréguliers épars dans le suc nucléaire (fig. VI, *1-6*). La membrane nucléaire est toujours bien développée. Un ou deux nucléoles sont présents. Le processus de la dégénération du noyau survient brusquement : à un moment donné on aperçoit déjà dans la cellule des fragments du noyau qui s'est désagrégé (fig. VI, *7-9*). On ne parvient que difficilement à suivre les étapes de ce processus, car généralement on trouve ou des cellules avec des noyaux encore intacts, ou bien déjà avec plusieurs morceaux nucléaires. Ces derniers sont de dimensions et d'une forme variable, mais la forme sphérique prédomine. Ces caryomérites acquièrent de bonne heure l'aspect de vésicules aux parois plus ou moins épaisses et fortement colorables (fig. VI, *7-9* ; VII ; VIII, *3-6* ; IX, *1-3*). Au fur et à mesure de l'accroissement de la spermatide, le nombre de ces vésicules diminue et finalement on en trouve seulement quelques-unes dans la partie postérieure du spermatozoïde en

évolution, là où se conserve encore le protoplasme. Comme j'avais dit plus haut, on les distingue facilement, grâce à leur coloration élective, des autres inclusions de la cellule.

Au cours de la désagrégation du noyau en caryomérites, on assiste à la formation *des cils vibratiles* et des fibrilles *intracellulaires* qui se développent aux dépens des « grains colorables » (corpuscules centraux), accumulés au pôle postérieur du spermatocyte. On trouve souvent au voisinage de cette accumulation des petites baguettes fortement colorables qui ne sont pas autre chose que les bâtonnets periidiozomiques. Ces derniers, rangés d'abord autour de l'idiozome, se dispersent ensuite dans le cytoplasme et se rassemblent généralement de nouveau à proximité du champ de corpuscules centraux [1].

Stephan (1903 *b*) décrit ces phénomènes d'une manière analogue avec cette seule différence qu'il n'a pas vu les bâtonnets periidiozomiques. Il dit notamment que « dans les spermatides, les corpuscules centraux forment à la périphérie une petite plage, et de chacun d'eux se développe un cil assez court ; ils s'appuient sur une sorte de coussinet de protoplasma, un peu plus colorable et homogène que le reste de cytoplasma. » Lams (1910) confirme en général ces données.

Les cils extracellulaires ont une durée éphémère ; après avoir atteint un certain degré de développement, ils se rétrécissent et disparaissent. Par contre, *les fibrilles intracellulaires* participent à la formation du spermatozoïde mûr ; ils s'accroissent rapidement et forment finalement une sorte de cône ou de faisceau qui atteint, comme l'ont observé déjà Stephan (1903 *b*) et Lams, la paroi opposée de la cellule (fig. vi, *7-9* ; viii, *4-6*). On aperçoit toujours, à l'extrémité de ce faisceau, un petit corps qui se colore plus intensivement, et qu'on pourrait comparer avec l'acrosome de la série typique (fig. vii, *1-3* ; viii, *8*). Le faisceau de fibrilles s'accroît plus rapidement que la cellule ; droit au début, il se recourbe ensuite en spirale (fig. vii, *1-2*). Mais la force d'accroissement redresse cette spirale qui, comme un ressort declenché, distend le cytoplasme (fig. vii, *3*). Au fur et à mesure de l'évolution du spermatozoïde, les fibrilles intracellulaires, groupées en faisceau, s'écartent les unes des autres et viennent s'appliquer aux parois du spermatozoïde.

Les observations *in vivo* démontrent que non seulement les cils extracellulaires, mais même les fibrilles intracellulaires, produisent des mou-

1. Il est très difficile d'établir leur sort ultérieur ; probablement ils se résorbent simplement dans le cytoplasme.

vements rythmiques. Quand on examine dans l'eau de mer les spermatides vivantes, on est frappé par les contractions régulières que subit le faisceau de fibrilles intracellulaires ; on a l'impresssion de se trouver en présence d'un parasite mobile enfermé dans la cellule [1].

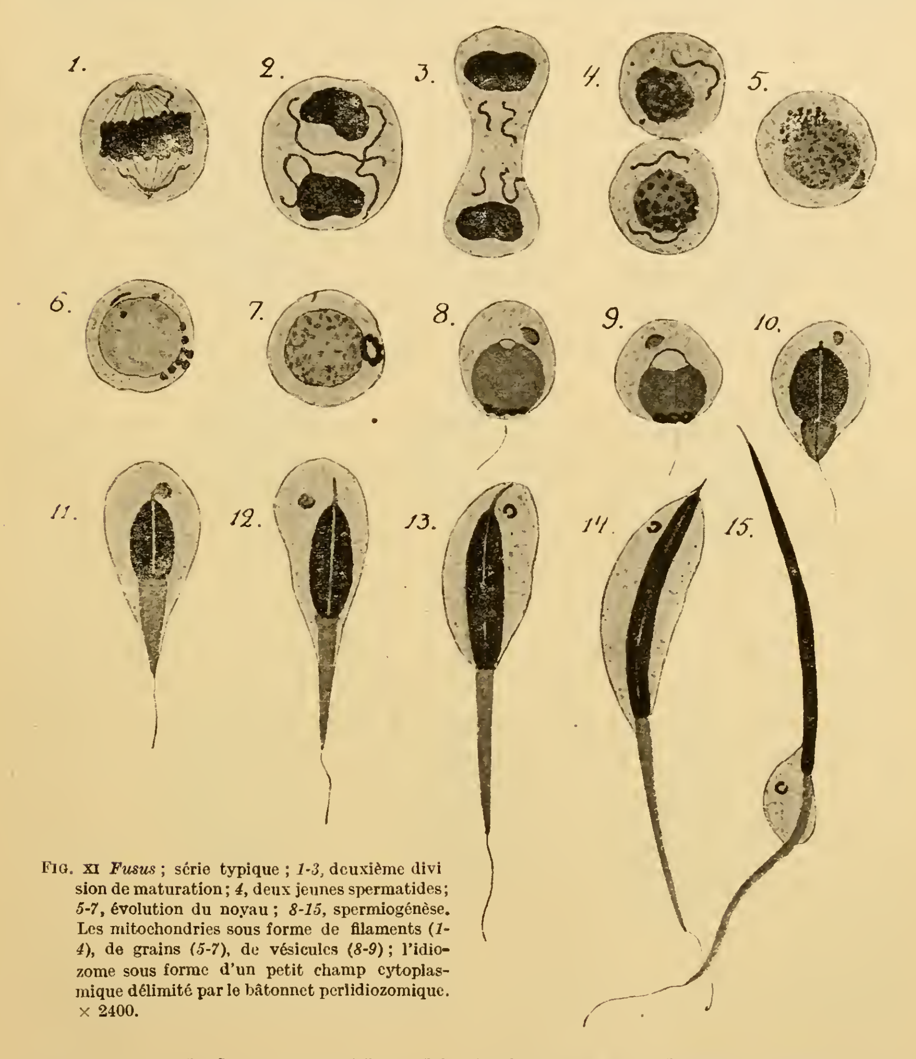


FIG. XI *Fusus* ; série typique ; *1-3*, deuxième division de maturation ; *4*, deux jeunes spermatides ; *5-7*, évolution du noyau ; *8-15*, spermiogénèse. Les mitochondries sous forme de filaments (*1-4*), de grains (*5-7*), de vésicules (*8-9*) ; l'idiozome sous forme d'un petit champ cytoplasmique délimité par le bâtonnet perlidiozomique. × 2400.

La forme de la spermatide subit également des changements importants au cours de la spermiogénèse. Plus ou moins arrondie au début de la formation des cils, la spermatide acquiert ensuite un aspect pyriforme ; puis, étant étirée par le filament axil, elle devient allongée.

1. Un mouvement pareil du faisceau des cils intracellulaires a été observé, chez la Paludine, encore par VON BRUNN (1884) et ensuite confirmé par DUBOSCQ (1907).

Spermatozoides. — Les spermatozoïdes vermiformes de *Murex* et d'*Aporrhais* atteignent, lorsqu'ils sont complètement adultes, des dimensions vraiment gigantesques : jusqu'aux 200 μ pour le premier et 300 μ pour le dernier (fig. XIII, *1-4*). Ils sont capables de se déplacer dans le liquide ambiant grâce à leurs mouvements qui sont de deux sortes : les uns vermoïdes, plus lents, les autres beaucoup plus rapides consistant dans l'ondulation de tout le corps [1]. Les spermatozoïdes chez *Aporrhais* sont littéralement bourrés des inclusions qui apparaissent sur le vivant comme des boules claires et se colorent en rose-rougeâtre d'après Biondi. Je ne suis pas fixé sur la nature de ces inclusions ; leur présence peut être constatée dès le début de la désagrégation du noyau. Au fur et à mesure de l'accroissement de la spermatide, leur nombre augmente considérablement. Si l'on fait pénétrer une goutte d'acide acétique sous le couvre-objet d'une préparation *in vivo*, on observe la dissolution presque immédiate de ces inclusions.

Pareilles formations ont été décrites aussi chez d'autres Prosobranches : chez *Vermetus* par Kuschakewitsch (1913) et chez *Strombus* par Reinke (1914). Elles sont présentes également chez *Murex*.

Le spermatozoïde mûr de *Murex*, ainsi que celui d'*Aporrhais*, est dépourvu de toutes traces de chromatine ; il est réellement apyrène. Stephan (1903 *a*) le regarde également comme tel, tandis que Lams (1910) lui attribue un certain degré de chromaticité. Retzius (1912) dessine quelques spermatozoïdes atypiques d'*Aporrhais* qu'il considère comme apyrènes. Mais à côté de ceux-ci il figure des spermies contenant dans leur région caudale des globules colorés en vert d'après Biondi. Malgré cette coloration élective, l'auteur hésite d'attribuer à ces inclusions une origine nucléaire : « Ob nun diese sich grün färbenden Körner wirklich aus Nuklein bestehen und den übrigens in diesen Spermien vollständig fehlenden Chromatinkörner, d. h. der sonst mangelnden Kernsubstanz, entsprechen, lässt sich nicht ohne eingehende Verfolgung der Entwickelung dieser Spermien entscheiden. » Ayant suivi pas à pas l'évolution des spermatozoïdes atypiques, je puis affirmer que les spermies figurées par Retzius n'ont pas encore atteint leur maturité définitive. Quant aux inclusions « vertes », elles représentent sans doute les débris du noyau non encore résorbés.

1. On trouve chez Kuschakewitsch (1910) une description détaillée de tous les mouvements dont sont capables les spermatozoïdes atypiques d'*Aporrhais*. Ceux de *Murex* se meuvent, d'après mes observations, d'une manière analogue.

II. **Fusus** sp. et **Nassa reticulata** L.

Afin d'éviter les répétitions, je décrirai très brièvement la spermatogénèse chez ces deux mollusques qui ne présentent que peu de particularités.

a. — Lignée typique

D'une taille plus considérable que chez *Murex* et *Aporrhais*, le sper-

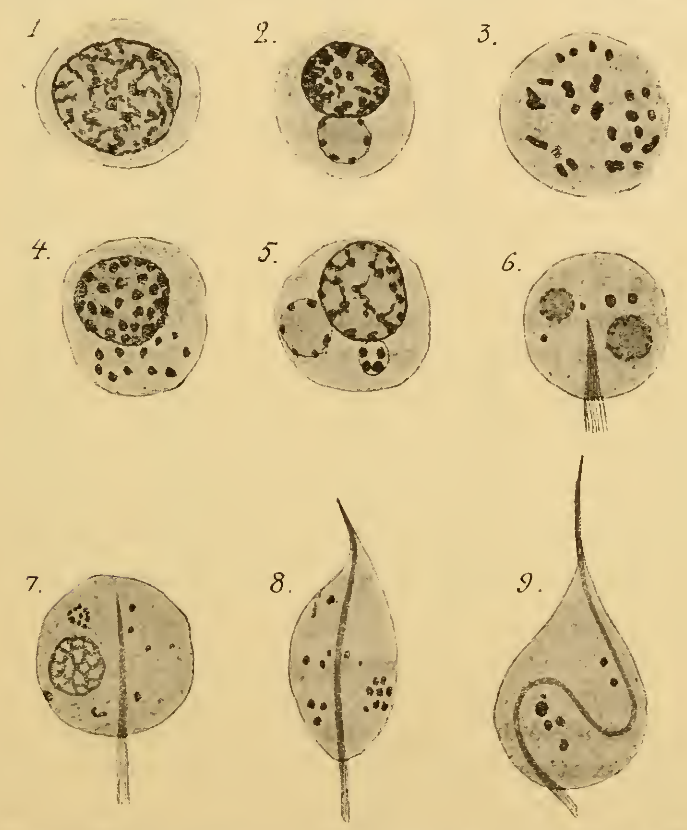


Fig. xii. *Fusus* ; série atypique. Spermatocyte (*1*) et son évolution (*2-9*) ; *2-5*, divers aspects de la dégénération du noyau ; *6-9*, apparition et développement des cils vibratils et des fibrilles intracellulaires ; résorption graduelle des caryomérites ; changement de forme de la spermatide. × 2400.

matocyte de *Fusus* possède un noyau arrondi avec un fin réseau nucléaire et un ou deux nucléoles (fig. x, *1*, *2*). Le même aspect présente aussi le spermatocyte de *Nassa*, quoiqu'il soit de dimensions un peu plus petites.

Les mitochondries sont très nettes chez *Fusus* ; sous forme de grains ou de petits anneaux, elles se groupent en un amas à côté du noyau

(fig. x, *2-5*). A partir du stade leptotène, elles se partagent en deux ou plusieurs groupes qui se placent à la périphérie du noyau. Pendant les divisions de maturation les grains mitochondriaux isolés se fusionnent en plusieurs filaments sinueux et rugueux qui sont distribués entre les cellules-filles (fig. x, *6-7*). Leur sort ultérieur est le même que chez d'autres Prosobranches, c'est-à-dire que les filaments mitochondriaux de la jeune spermatide se désagrègent en petits grains qui ne cessent de s'accroître, en devenant moins nombreux, jusqu'au début de la formation de la tête du spermatozoïde. A partir de ce stade, les mitochondries, sous forme de quatre vésicules, se soudent et entourent le filament axil. En s'allongeant considérablement ces vésicules se transforment en sacs qui constituent finalement la partie intermédiaire (pièce moyenne) de la queue du spermatozoïde (fig. xi).

Quant à *l'idiozome,* on le trouve toujours à côté du noyau, sous forme d'un petit champ protoplasmique entouré par le ou les bâtonnets periidiozomiques (fig. x, *5* ; xi, *5, 6, 8-14*). Au cours de la spermiogénèse, l'idiozome s'approche du pôle antérieur du noyau de la spermatide, en train de se transformer en tête du spermatozoïde, et s'accole à la membrane nucléaire. En même temps le *bâtonnet intranucléaire,* dérivé du corpuscule central proximal, perce le sommet de la tête du spermatozoïde et forme *l'acrosome,* avec la participation de l'idiozome. La tête du spermatozoïde s'accroît rapidement et atteint une longueur très considérable dans le spermatozoïde mûr (fig. v, *4, 5*). On constate dans ce dernier toutes les parties caractéristiques que nous avons trouvées chez d'autres Prosobranches.

b. — Lignée atypique

Tout ce qui a été dit à propos du début du développement des éléments séminaux atypiques chez *Murex* et *Aporrhais* peut être intégralement appliqué à *Fusus* et probablement à *Nassa* [1]. Le spermatocyte, d'une taille un peu moindre que chez les deux premiers mollusques, subit les mêmes changements au cours de son évolution. Le noyau du spermatocyte ou se fragmente en morceaux (parmi lesquels un persiste à conserver les caractères du noyau principal), ou se dissout en gouttelettes chromatiques qui se répandent dans le cytoplasme (fig. xii; *2-5*).

1. Sur les coupes de quelques testicules de *Nassa* que j'ai eus à ma disposition, les stades appartenant à la lignée atypique étaient excessivement rares, toute la glande étant remplie par des éléments typiques (les mollusques ont été sacrifiés au mois de mai).

On rencontre assez souvent, au cours de ces transformations, des stades qu'on pourrait interpréter comme « tentatives de division », mais

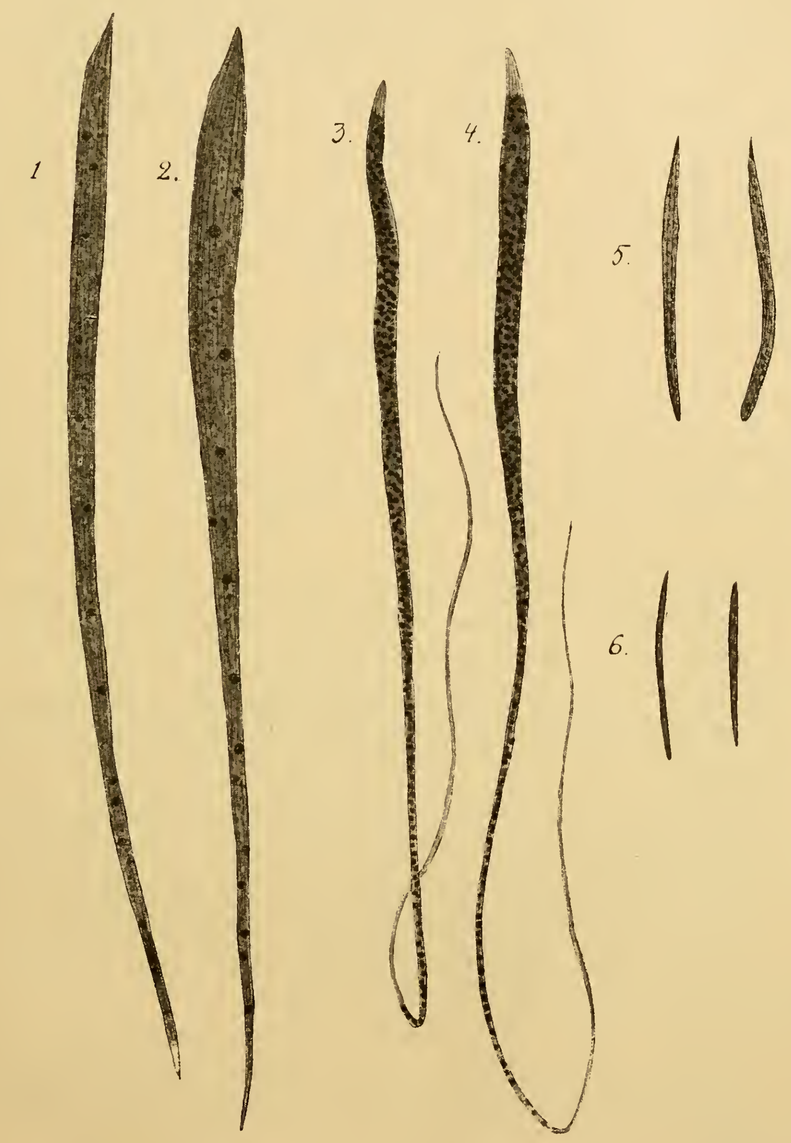


FIG. XIII. Spermatozoïdes atypiques mûrs (frottis, BOUIN, BIONDI) ; *1, 2, Murex* ; *3, 4, Aporrhais* ; *5, Fusus* ; *6, Nassa.* × 750.

je n'ai jamais observé une division réelle. Les caryomérites subissent une résorption graduelle au fur et à mesure de l'accroissement du spermato-

cyte. On assiste en même temps à la formation de cils vibratils et des fibrilles intracellulaires qui se développent d'une manière habituelle, c'est-à-dire qu'ils prennent naissance des corpuscules centraux placés à la périphérie de la spermatide. Tandis que les cils vibratiles finalement disparaissent, les fibrilles intracellulaires s'accroissent rapidement en formant un faisceau. Ce dernier, dans son accroissement rapide, entraîne le protoplasme et l'étire considérablement. Finalement il se forme le spermatozoïde qui, tout en ressemblant à ceux de *Murex* et *Aporrhais*, en diffère par ses dimensions beaucoup plus petites. Il atteint chez *Fusus* à peine 50 μ et encore moins chez *Nassa* — 35 μ (fig. XIII, *5. 6*).

Conclusions générales

De ce bref exposé de la spermatogénèse chez *Murex*, *Aporrhais*, *Fusus* et *Nassa*, ainsi que de mes notes procédentes (**1916**, **1920**) concernant *Columbella*, *Cerithium*, *Bittium* et *Turitella*, on peut tirer, entre autres, ls conclusions suivantes :

1) Le cycle évolutif atypique diffère de celui de la lignée typique par *l'absence des divisions de maturation* et par la *dégénération progressive du noyau* des spermatocytes.

2) Les spermatozoïdes atypiques sont dépourvus, à l'état adulte, de toutes traces de chromatine ; *ils sont complètement apyrènes.*

3) *La présence des cils vibratils et des fibrilles intracellulaires* est très *caractéristique* pour les spermatides atypiques des Prosobranches. Tandis que chez les uns, les cils vibratiles persistent dans les spermatozoïdes mûrs (*Cerithium*, *Bittium*, *Turitella*), chez les autres ils se rétrécissent et finalement disparaissent (*Columbella*, *Murex*, *Aporrhais*, *Fusus*, *Nassa*).

4) Les *spermatozoïdes atypiques* de toutes les espèces énumérées *sont mobiles* ; ils se déplacent dans le liquide ambiant, grâce à l'ondulation de leurs corps et au battement des cils caudaux.

5) La *taille* des spermatozoïdes atypiques *varie dans des larges limites* chez les diverses espèces : très petite chez *Cerithium* et *Bittium*, elle est énorme chez *Murex* et surtout chez *Aporrhais*.

6) La *présence* du *bâtonnet intranucléaire* et la *participation* de l'*idiozome* à la *formation de l'acrosome* est très caractéristique pour la lignée typique de tous ces Prosobranches.

7) Dans toute la série, les *mitochondries participent à la formation de la pièce moyenne* du spermatozoïde typique.

Station Zoologique Russe,
Villefranche-sur-Mer, le 1er août 1919.

AUTEURS CITÉS

1884 *a.* BRUNN (M. VON). Untersuchungen über die doppelte Form der Samenköper von *Paludina vivipara.* (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. XXIII.)

1884 *b.* — Weitere Funde von zweierlei Samenkörper in demselben Tier. (*Zool. Anz.* Bd. VII.)

1907. DUBOSCQ (O.). Sur la motilité des filaments axils dans les spermatozoïdes géants de la Paludine. (*C. R. Ass. Anat.* T. IX.)

1912. DUESBERG (J.). Plastosomen, « Apparato reticolare interno » und Chromidialapparat. (*Erg. Anat. u. Etwicklg.* Bd. XX.)

1888. KOEHLER (R.). Recherches sur la double forme des spermatozoïdes chez le *Murex.* (*Rec. Zool. Suisse.* T. V.)

1914. KEMNITZ (G. VON). Beiträge zur Kenntnis der Spermatozoen. Dimorphismus. (*Arch. f. Zellf.* Bd. XII.)

1910. KUSCHAKEWITSCH (S.). Zur Kenntnis der sogenannten « wurmförmigen » Spermien der Prosobranchier. (*Anat. Anz.* Bd. XXXVII.)

1912. — Recherches sur le dimorphisme des éléments génitaux mâles chez les Mollusques Prosobranches. I. (*Mém. Soc. Nat. Kieff.* T. XXII.) *En langue russe.*

1913. — Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia I. (*Arch. f. Zellf.* T. X.)

1910. LAMS (H.). Recherches concernant le dimorphisme des éléments séminaux chez le *Murex.* (*Ann. Soc. Méd. Gand.* T. LXXXIX.)

1900. MEVES (FR.). Ueber den von V. LA VALETTE SAINT-GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. LVI.)

1902-1903. — Ueber oligopyrene und ayprene Spermien und über ihre Entwicklung nach Beobachtungen an *Paludina* und *Pygaera.* (*Arch. Z. mikr. Anat.* Bd. LXI.)

1910. PERRONCITO (AL.). 1. Contributo allo studio della biologia cellulare. Mitocondrî, cromidii ed apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche (*Rend. Acad. dei Lincei.* Anno 307.)

1910. — 2. Contributions à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondries, chromi-

dies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dictyocinèse. (*Arch. ital. de Biol.* T. LIV.)

1914. Reinke (E.). The development of the apyrene spermatozoa of *Strombus bituberculatus.* (*Contr. fr. the Biol. Lab. in Princeton University.* T. IV.)

1906. Retzius (G.). Die Spermien der Gastropoden. (*Biol. Unters.* Neue Folge. Bd. XIII.)

1909. — Die Spermien von *Nassa reticulata* (L.). (*Ibidem.* Bd. XIV.)

1912. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Spermien der Gastropoden und Vögel. (*Ibidem* Bd. XVII.)

1874-1875. Schenk (S.-L.). Die Spermatozoen von *Murex brandaris.* (*Sitzungsb. d. Math. naturw. Classe d. K. Ak. Wiss. in Wien.* Bd. LXX.)

1916. Schitz (V.). Sur la spermatogénèse chez *Columbella rustica* L. (*Arch. Zool. Exp.* T. LVI.)

1920. — Sur la spermatogénèse chez *Cerithium vulgatum* Brug., *Turitella triplicata* Brocchi (*mediterranea* Monterosato) et *Bittium reticulatum* Da Costa. (*Ibidem.* T. LVIII.)

1903 *a.* Stephan (P.). Sur les spermies oligopyrènes et apyrènes de quelques Prosobranches. (*C. R. Soc. Biol. Paris.* T. LV.)

1903 *b.* — Le développement des spermies apyrènes de *Murex brandaris.* (*Ibidem.* T. LV.)

1903 *c.* — Le développement des spermies apyrènes de *Cerithium vulgatum* et de *Nassa mutabilis.* (*Bibliogr. Anat.* T. XII.)

1903 *d.* — Le développement des spermies eupyrènes de *Cerithium vulgatum.* (*C. R. Ass. Anat.* 5e Sess.)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 59, p. 509 à 542.
1er Juillet 1920.

BIOSPEOLOGICA

XLII (1)

LES LARVES DES TRECHINI

(COLEOPTERA, CARABIDAE)

PAR

R. JEANNEL

Maître de Conférences de Zoologie à la Faculté des Sciences de Toulouse.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Les collections Biospeologica renferment un certain nombre de larves de *Trechini* appartenant soit à des espèces oculées troglophiles, soit à de véritables troglobies. Or les métamorphoses des *Trechini* sont peu connues et malgré quelques bonnes descriptions, le type larvaire

1. Voir pour Biospeologica I à XLI, ces Archives tomes VI, VII, VIII et IX, de la 4e série, tomes I, II, IV, V, VI, VIII, IX et X de la 5e série, et tomes 52, 53, 54, 55, 56, 57 et 58.

assez particulier de la tribu n'a jamais encore été défini. Le but de ce Mémoire est de synthétiser nos connaissances sur les larves des *Trechini* et d'adapter à leur étude la terminologie et la méthode développées par A. Böving (**1910-11**) dans son excellent travail sur les larves des *Carabidae*.

Les premières larves de *Trechini* connues furent celles des *Aepus* Sam. Leur habitat spécial dans la zone intercotydale des rivages de l'Océan attira sur elles l'attention des naturalistes. Ch. Coquerel (**1850**), E. Perris (**1862**), A. Laboulbène (**1858, 1862**) successivement s'occupèrent d'elles, mais les descriptions et les dessins qu'ils ont donnés laissent encore obscurs bien des points importants de la morphologie. De nouvelles recherches seraient à faire.

La première en date des descriptions utilisables est celle d'une larve trouvée à dix kilomètres de profondeur dans Mammoth cave, Kentucky, larve que A. S. Packard (**1874**), puis H. G. Hubbard (**1886**) ont attribué avec doute à l'*Anophthalmus Tellkampfi* Er. Cette attribution semble cependant parfaitement légitime et la plupart des caractères importants des larves de *Trechini* se laissent deviner autant dans la description de Hubbard que sur les dessins qui l'accompagnent.

Il n'y a guère lieu d'insister sur les travaux de V. Xambeu qui naturellement a cru décrire des larves de *Trechus*. On trouve dans son 6e mémoire (**1894**) une description d'une larve rapportée au *T. pyrenaeus* Del., dans le 9e mémoire (**1901**) une autre qui serait celle du *T. obtusus* Er.; mais la fausseté de ces identifications apparaît clairement quand l'auteur assigne à ces prétendues larves de *Trechini* une « lisière frontale simple » ou un tarse bifide ! Plus tard Xambeu (**1904**) décrit, par contre, de façon inexacte une larve qu'il attribue cette fois légitimement à l'*Anophthalmus Brujasi* Dev.

Les deux travaux dont il reste à parler pour avoir fait l'historique complet de nos connaissances sur les larves de *Trechini*, ont une tout autre importance et méritent de retenir l'attention ; ce sont ceux de P. de Peyerimhoff et d'A. Böving.

P. de Peyerimhoff (**1906**) décrit trois larves d'Anophthalmes recueillies par lui dans les Basses-Alpes et les Alpes-Maritimes. Avec sa sagacité coutumière, il est le premier à reconnaître dans la denticulation de l'épistome l'existence de caractères propres à l'identification des larves des *Trechini*. De plus ses descriptions donnent les caractères exacts des

palpes maxillaires, caractères spéciaux à la tribu, mais la conformation du palpe labial lui reste malheureusement inaperçue.

Le travail de A. Böving (**1911** et **1912**) n'est pas spécialement consacré aux *Trechini* ; c'est, au contraire, une étude fondamentale d'un certain nombre de types divers de larves de *Carabidae* en vue de faire la Morphologie comparée de ces larves. Dans ce travail A. Böving, digne continuateur de l'œuvre de J. G. Schiödte, établit une terminologie précise de toutes les pièces du crâne, des sutures et aussi des aires d'insertions musculaires sur les divers sclérites et propose une méthode de mensurations précises de toutes les parties de la larve en les rapportant à une mesure étalon, la largeur de la base de la mandibule. Une larve de *Trechus*, celle du *T. quadristriatus* Schr. est décrite de la sorte avec détails par A. Böving (**1911**).

Dans les descriptions qui vont suivre, j'ai employé littéralement la terminologie élaborée par A. Böving ; elle est en tous points excellente et tous les auteurs qui décriront des larves de Coléoptères devront à coup sûr s'y conformer. A cause de cela, j'ai cru faire œuvre utile en profitant de ce travail pour donner, par des figures accompagnées de lettres explicatives, une véritable transcription française de la nomenclature d'A. Böving exprimée en danois.

Mais il est un point sur lequel je ne suis pas de l'avis de Böving, c'est sur l'opportunité de sa méthode de mensuration. En présence de mesures aussi nombreuses de tous les points du corps, faites relativement à une seule partie, on peut se demander si les variations individuelles des divers organes se font avec une corrélation assez parfaite pour que les résultats de ces mesures soient superposables d'un individu à un autre de la même espèce. Je crois qu'une mensuration relative n'a des chances de donner des résultats que si on l'opère sur des parties d'un même organe ou appendice et non pas sur des parties d'organes différents. Bien plus, l'examen de séries de larves d'âges différents de la même espèce m'a montré que des mesures relatives, même faites dans le même appendice, peuvent donner des résultats variables et ne sont pas superposables d'un individu jeune à un individu âgé. Les mensurations très précises de Böving ne peuvent à mon avis que caractériser exactement l'individu et non l'espèce et je persiste à croire qu'aucune mensuration précise ne vaut un bon dessin exécuté convenablement à la chambre claire et à un grossissement suffisant.

CARACTÈRES DES LARVES DES TRECHINI

Larves grêles, très allongées, convexes, d'un blanc laiteux, sauf la tête, le pronotum, le prosternum, la partie antérieure du méso et du métanotum, les ongles, les soies et les cerques qui sont roux testacé brillant, parfois ferrugineux. Téguments très peu chitinisés, sauf sur la tête et le prothorax ; la tête est fortement alutacée chez les formes troglobies.

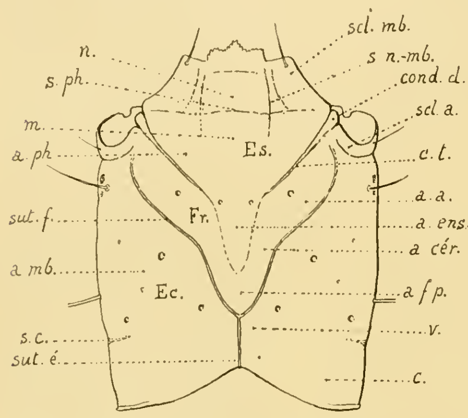


FIG. 1. Face supérieure du crâne de la larve du *Trechus rufulus* Dej. —*Es.*, Epistome; *n.*, nasal; *m.*, manubrium; *scl. mb*, sclérite mandibulaire ; *s. n.-mb*, sillon naso-mandibulaire ; *s. ph.*, sillon pharyngien; *a. ph.*, aire pharyngienne ; *a, ens.*, aire ensiforme ; *c. t.*, côte tentoriale ; *cond. d.*, condyle du tentorium. — *Fr.*, Frontal; *a. a.* aire antennaire ; *a. cér.*, aire cérébrale ; *a, fp.*, aire frontale postérieure; *sut. f.*, suture frontale. — *Ec.*, Epicrâne ; *scl. a.*, sclérite antennaire ; *a. mb.*, aire mandibulaire; *v.*, vertex ; *c.*, cou ; *s. c.*, sillon cervical ; *sut. é.*, suture épicraniale.

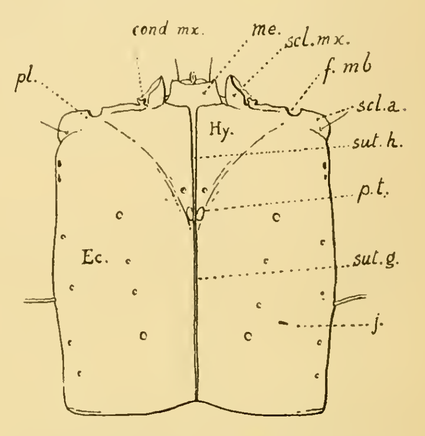


FIG. 2. Face inférieure du crâne de la larve du *Trechus rufulus* Dej. — *Hy.*, Hypostome ; *scl. mx.*, sclérite maxillaire ; *cond mx.*, condyle maxillaire ; *f. mb.* fosse mandibulaire ; *pl.*, pleurostome ; *sut. h.*, suture hypostomiale ; *p. t.*, pilier du tentorium. — *Ec.*, Epicrâne ; *j.*, joue ; *sut g.*, suture gulaire. — *me.*, mentum et submentum.

TÊTE (fig. 1 et 2) nettement plus longue que large, un peu aplatie; le cou est long, mais à peine plus étroit que le crâne.

SUTURES CRANIENNES. — Les côtes du tentorium sont sensiblement rectilignes, plus obliques en arrière que chez la plupart des autres larves de *Carabidae;* leur trace se perd insensiblement sur les limites de l'aire ensiforme. Sutures frontales longues, bisinuées, à courbures faibles. Suture épicraniale relativement longue, puisqu'elle occupe environ le sixième de la ligne naso-cervicale (ligne longitudinale et médiane allant de la pointe du nasal au fond de l'échancrure cervicale). Suture hypostomiale relativement courte ; sa longueur égale les deux tiers de la longueur de la suture gulaire ; les piliers du tentorium s'insèrent donc assez en avant à la face ventrale du crâne.

Epistome (fig. 1, *Es.*). — Sa forme est irrégulièrement pentagonale ; le nasal est saillant, trilobé, avec le lobe médian, aigu, avançant au delà du niveau des lobes latéraux ; le bord libre des lobes est finement crénelé ou denticulé de façons diverses suivant les espèces ; ces dents aiguës et acérées chez le pullus s'émoussent et s'arrondissent chez les larves âgées. La face ventrale ou buccale du nasal est hérissée de très nombreux cils. Sclérite mandibulaire séparé du nasal par un profond sillon naso-mandibulaire aboutissant en avant à une profonde échancrure du bord libre de l'épistome ; une soie sur l'angle antérieur du sclérite mandibulaire. Sillon pharyngien peu marqué. Aires pharyngiennes larges, indiquées par trois voussures bien nettes ; l'aire ensiforme est longue et étroite ; elle porte deux soies à la terminaison des côtes du tentorium. Le manubrium est court.

Frontal (fig. 1, *Fr.*). — Par suite de la direction oblique des côtes du tentorium et de la longueur des sutures frontales, le frontal est étroit, en forme de V assez fermé. Les aires antennaires sont étroites, allongées et portent une grande soie vers leur milieu ; les aires cérébrales sont peu développées, l'aire frontale postérieure est anguleuse.

Epicrane (fig. 1 et 2, *Ec.*). — L'épicrâne forme la moitié de la face dorsale de la tête, ses faces latérales et la plus grande partie de sa face ventrale ; il ne présente pas de régions bien limitées. Le sillon cervical est obsolet et par suite le cou et le vertex sont peu distincts ; ce dernier porte une grande soie sur son milieu. En avant l'épicrâne forme le pleurostome et le sclérite antennaire, large, annulaire, plus ou moins dorsalement placé. Les aires ocellaires ne sont guère délimitées. Un certain nombre de grandes soies, constantes, se voient sur l'épicrâne : 2 sur le sclérite antennaire, 1 susocellaire, 1 verticale, 1 antéro-interne et 1 postéro-externe sur l'aire mandibulaire, 1 latérale, enfin deux rangées obliques de 4 à 5 soies chacune (une rangée externe et une rangée interne), à la face ventrale de l'épicrâne.

Hypostome (fig. 2, *Hy.*). — Il est petit, triangulaire ; son bord antérieur, s'étendant d'une fosse mandibulaire à l'autre, forme un condyle articulaire pour le cardo de la maxille et un sclérite maxillaire bien développé. A l'angle postérieur de l'hypostome se voit l'insertion des piliers du tentorium avec deux soies en avant d'eux.

Ocelles. — Chez les espèces dont les yeux sont le mieux développés, comme *I. Bolivari*, *T. quadristriatus*, *T. distigina*, il existe deux petites taches pigmentaires sur l'aire ocellaire, la tache antérieure irrégulière-

ment trilobée, transverse, plus développée que la tache postérieure qui est petite, ponctiforme. Cette tache postérieure correspond au deuxième rang d'ocelles dont la régression est plus avancée que celle du rang antérieur. C'est un fait d'observation répétée (Jeannel **1907**, p. 51 ; **1911**, p. 58) que toujours chez les Cavernicoles l'appareil visuel externe s'atrophie d'arrière en avant.

Antennes (fig. 3). — Elles s'articulent au centre d'une large membrane articulaire qui occupe l'intérieur du sclérite antennaire. Les antennes sont assez grêles et allongées, atteignant à peu près les quatre-cinquièmes des mandibules. Chez le pullus les deux articles de la base sont beaucoup plus courts et ramassés que chez la larve âgée (voy. fig. 32 et 44). L'article II porte une soie au bord interne de son sommet. L'article III, allongé et renflé, est en quelque sorte bifurqué ou plutôt bilobé. Le lobe externe s'articule avec un très petit sclérite annulaire surmonté d'une grosse vésicule hyaline piriforme. Le lobe interne continue à peu près la direction générale de l'antenne et s'articule avec l'article IV ou apical. L'article III porte une longue soie dorsale près de sa base, une soie interne et une soie externe. L'article apical est cylindro-conique et porte aussi trois longues soies divergentes ; il se termine par un cône membraneux sur lequel se dressent des organes sensoriels, un style et des organes renflés. Ces organes se présentent comme des évaginations de la paroi chitineuse de l'article, renfermant les terminaisons sensitives des grosses cellules nerveuses qui occupent l'intérieur de l'article. La vésicule hyaline est aussi un organe sensoriel constitué par une petite masse granuleuse centrale, entourée d'une épaisse couche externe anhiste, striée parallèlement à la surface de l'organe. Deux petites épines sur le lobe externe de l'article III et une petite digitation dans la région externe de sa membrane articulaire ont encore certainement une fonction sensorielle. Toutes ces phanères des antennes, soies et évaginations, sont constantes, tant par le nombre que par la position chez toutes les larves de *Carabidae* ; elles sont cependant particulièrement développées chez les Tréchides.

Mandibules (fig. 4). — Elles sont grêles, aiguës, falciformes. Leur longueur (ligne allant de la pointe à l'insertion du pénicille) est trois à quatre fois plus grande que leur largeur à la base (ligne allant de l'insertion du pénicille au condyle dorsal. L'apex est aigu, simple ; le bord concave est tranchant, non crénelé et porte un fort rétinacle avant le milieu. L'angle basal interne porte un pénicille formé de quelques longues soies rigides à sommet barbelé. Des poils semblables s'insèrent sur le pourtour

de l'orifice buccal. Le bord externe, convexe et épais, régulier, porte une soie dressée au tiers basal. La coupe de la base de la mandibule est triangulaire ; le condyle dorsal s'articule avec l'extrémité de la côte du tentorium, le condyle ventral dans une fosse spéciale de l'hypostome. Les muscles rétracteurs de la mandibule insérés entre les condyles et sur la base de la face externe se portent dans la région externe de l'aire mandibulaire de l'épicrâne ; les muscles adducteurs bien plus puissants, se fixent d'une part à toute la base de la mandibule et d'autre part s'in-

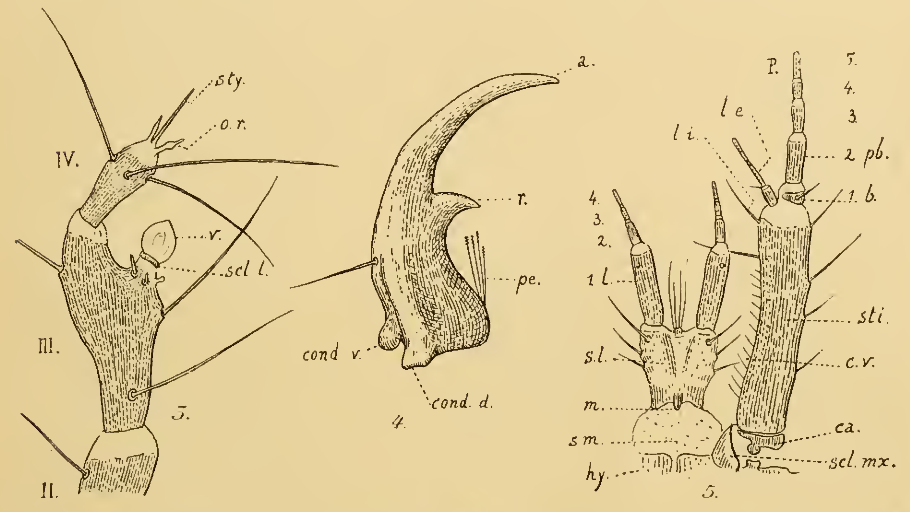


FIG 3. Sommet de l'antenne droite de la larve du *Trechus rufulus* Dej., × 160. — *scl. l.*, sclérite annulaire ; *v*, vésicule hyaline ; *o. r.*, organe renflé ; *sty.*, style.

FIG. 4. Mandibule gauche de la larve du *Trechus rufulus* Dej., × 80. — *cond. d.*, condyle dorsal ; *cond. v.*, condyle ventral ; *pe.*, pénicille ; *r.*, rétinacle ; *a.*, apex.

FIG. 5. Face ventrale du labium et de la maxille gauche de la larve du *Trechus rufulus* Dej., × 80. — *Hy.*, hypostome ; *scl. mx.*, sclérite maxillaire ; *ca.*, cardo de la maxille ; *sti.*, stipe ; *c. v.*, cils masticateurs ; *l. i.*, soie représentant le lobe interne ; *l. e.*, lobe externe ; *P.*, palpe ; *b.*, basal ; *pb.*, prébasal. — *Sm.*, submentum ; *m.*, mentum ; *s. l.* stipes des palpes labiaux soudés pour former une pièce impaire ; *l.*, article basal du palpe labial.

sèrent sur toute la partie centrale et interne de l'aire mandibulaire.

MAXILLES (fig. 5). — Les maxilles sont très longues, très grêles et dépassent en avant amplement le niveau de la pointe des mandibules. Le cardo est très petit, mais distinct. Le stipe de la maxille est très long, grêle, aplati, parallèle, environ cinq à six fois aussi long que large chez les larves âgées, bien plus épais relativement à sa longueur chez le pullus. La face ventrale ne porte pas de soies ; à la face dorsale se trouve un rang d'une dizaine de petites soies dirigées en dedans ; le bord externe porte trois ou quatre longues soies, le bord interne en porte deux, dont une, située à l'extré-

mité apicale, représente le lobe interne ou lacinia de la maxille. Au sommet du stipe s'articule, en dedans, le lobe externe ou galea, formé de deux articles dont l'apical est styliforme, bien plus long que le basal; une petite soie s'implante sur la membrane articulaire entre les deux articles. En dehors du lobe externe enfin et continuant la direction générale du stipe, s'articule le palpe maxillaire qui présente chez les Tréchides cette particularité exceptionnelle d'être formé de cinq articles au lieu de quatre (de trois lorsqu'on compte le basal comme pièce palpigère). Chez les *Trechus* le palpe maxillaire comporte : un basal (pièce palpigère de SCHIÖDTE), court, armé d'une soie ventrale, un prébasal épais, environ trois fois aussi long que large chez la larve âgée, bien plus épais chez le pullus, puis trois articles apicaux, grêles, allongés, sensiblement de même longueur, mais d'épaisseur décroissante. Ces trois articles apicaux se comptent parfaitement et leurs articulations sont nettement visibles aussi bien sur des sujets conservés en alcool que sur ceux traités par la potasse ou par le chloralphénol de Amann et montés à la glycérine gélatinée. Grâce à la libéralité de mon ami P. DE PEYERIMHOFF j'ai pu disposer pour ce travail d'une larve du *T. quadristriatus* envoyée de Copenhague par M. K. HENRIKSEN, et j'ai pu constater que les trois articles apicaux des palpes étaient parfaitement distincts aussi chez cet exemplaire, un de ceux ayant servi à A. BÖVING pour son remarquable travail sur les larves de *Carabidae*. Je ne puis m'expliquer comment cette structure si caractéristique des palpes a pu rester inaperçue sous les yeux d'A. BÖVING.

LABIUM (fig. 5). — Comme chez tous les *Carabidae* il est formé d'une pièce impaire portant deux palpes labiaux. La pièce impaire est le stipe des palpes labiaux ; elle est trapézoïde, constituée par la fusion médiane de deux pièces paires ; sa base plus fortement chitinisée correspond au mentum qui s'articule avec un submentum très faiblement chitinisé, porté en avant du bord antérieur des hypostomes entre les deux sclérites maxillaires. Sur le stipe des palpes labiaux se voient des soies latérales au nombre de trois ou quatre, la soie apicale se trouvant reportée à la face ventrale ; le bord apical du stipe porte entre les palpes une petite ligula ciliée ; toute la face dorsale ou buccale du stipe enfin est hérissée de longs cils. Tandis que chez toutes les larves connues de *Carabidae* les palpes labiaux sont bi-articulés, chez les larves des Tréchides ces palpes labiaux sont formés de quatre articles : un basal allongé, robuste, quatre à cinq fois aussi long que large, et trois petits articles apicaux absolument sem-

blables aux articles apicaux du palpe maxillaire, mais un peu plus grêles. Aux palpes labiaux la différence avec les autres types larvaires de *Carabidae* est donc plus grande encore qu'aux palpes maxillaires ; les palpes labiaux des larves de *Trechus* ont deux articles de plus que d'habitude et il en résulte que chez eux le nombre des articles est le même aux palpes labiaux qu'aux palpes maxillaires, puisque le stipe des palpes labiaux est homologue de l'article basal des palpes maxillaires.

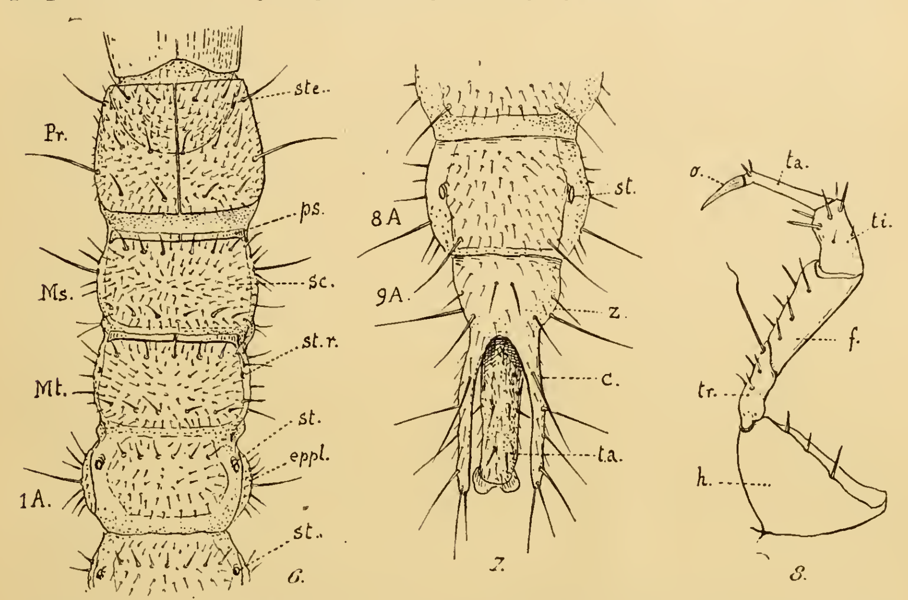


Fig. 6. Thorax et premier segment de l'abdomen de la larve du *Trechus Breuili* Jeann., × 32. — *Pr.*, pronotum ; *ms.*, mésonotum ; *mt.*, métanotum ; 1*A.*, premier segment abdominal. *Ste.*, pièce sternale semilunaire ; *ps.*, préscutum ; *sc.*, scutum, *st. r.*, stomate rudimentaire du métasternum ; *st.*, stomates des segments abdominaux ; *eppl.*, épipleures.

Fig. 7. Derniers segments abdominaux de la larve du *Trechus Breuili* Jeann., × 32. — *St.*, stomate du huitième segment abdominal ; *z.*, telson ; *c.*, cerques ; *t. a.*, tube anal.

Fig. 8. Face ventrale de la patte postérieure gauche de la larve du *Trechus Breuili* Jeann., × 45. — *h.*, hanche ; *tr.*, trochanter ; *f.*, fémur ; *ti.*, tibia ; *ta.*, tarse ; *o.*, ongle.

Prothorax (fig. 6). — Une vaste pièce sternale semi-lunaire, chitinisée et colorée comme la tête, s'articule à la face ventrale avec le bord libre du crâne. Le pronotum est constitué par deux larges sclérites pairs, dont la suture médiane est visible. Ce pronotum est trapézoïde, transverse, un peu plus large en arrière qu'en avant ; il porte trois rangs transverses de macrochètes.

Mésothorax et métathorax (fig. 6). — Chacun d'eux est plus court que le prothorax. A la face dorsale les praescuta seulement sont sclérifiés : les mésonotum et métanotum portent chacun deux rangs transverses de macrochètes.

Segments abdominaux (fig. 6). — Leur coloration est blanc laiteux. Les scuta sont à peine sclérifiés et portent chacun un rang transverse de macrochètes. Latéralement se voient les épipleures, séparés des scuta par une zone membraneuse portant les stigmates ; les épipleures sont hérissés de grandes soies divergentes.

Dernier segment abdominal ou telson (fig. 7). — Il porte deux cerques, assez courts et arqués et le tube anal. Les cerques sont hérissés d'un petit nombre (six à sept) de grandes soies divergentes. Le tube anal est grêle, cylindrique, à peine plus long que les cerques. Toute la surface du telson, des cerques et du tube anal est finement pubescente, même chez les espèces dont les sclérites thoraciques et abdominaux sont glabres entre les macrochètes.

Pattes (fig. 8). — Elles sont toutes semblables, celles de la paire antérieure étant seulement un peu plus courtes. Dans leur ensemble, les pattes sont courtes, ne dépassant guère que par le tarse les côtés du corps chez l'animal vivant. Les hanches sont coniques, à peu près aussi longues que le trochanter et le fémur ensemble. La face ventrale du trochanter et du fémur porte un double rang d'épines ; l'extrémité apicale et ventrale du trochanter est armée d'une longue soie contournée à son extrémité. Le tibia est court, presque cubique, sa couronne apicale est formée de six épines symétriquement placées par rapport au plan sagittal du membre. Tarse long et grêle, terminé par un gros ongle unique ; le bord dorsal du tarse se termine par deux petites épines.

Soies. — La position des grandes soies ou macrochètes a été indiquée dans le cours de la description ci-dessus. En plus des grandes soies, il existe sur les sclérites un revêtement de petites soies de position et de nombre variables. Ces petites soies manquent toujours chez les pulli ; elles apparaissent seulement chez les larves âgées plus ou moins nombreuses, suivant les espèces.

LES LARVES DE TRECHINI CONNUES

Les 9 larves nouvelles décrites ici portent à 16 le nombre des espèces dont les premiers états sont connus. Ces 16 espèces se répartissent dans les genres *Aepus* Sam. (2 esp.), *Iberotrechus* Jeann. (1), *Trechus* Clairv. (5), *Trechopsis* Peyer. (1), *Duvalius* Del. (1), *Duvalites* Jeann. (1), *Anophthalmus* St. (1), *Neaphaenops* Jeann. (1). Ce nombre est

très faible si l'on pense au grand nombre des espèces de *Trechini* connues[1] !

Si on ne connaît pas davantage de larves de *Trechinae* lucicoles, c'est bien sûr parce que les entomologistes ne portent pas assez d'attention aux larves qu'ils rencontrent. Les larves des *Trechus* paraissent vivre avec l'adulte, dans les mêmes habitats. Il est vrai qu'elles doivent être toujours difficiles à découvrir, comme semble le prouver l'observation suivante : En triant des détritus tamisés provenant de l'aven de Compagnaga lecia (Basses-Pyrénées), où abondaient les *Trechus distigma* Kiesw adultes, il m'était impossible de trouver une seule larve par les procédés de triage habituels, même en opérant au laboratoire. L'examen direct, le triage par la lumière, l'inondation artificielle ne donnèrent aucun résultat; seul le procédé de dessiccation complète des tamisages dans un crible ouvert, posé au-dessus d'une nappe d'eau, a fait sortir en nombre les larves du *Trechus*. C'est dans l'intérieur des petits débris ligneux, dans les petites mottes de terre agglomérée que les larves se cachent, au point d'échapper facilement à l'examen direct, même sous le binoculaire; elles se laissent noyer plutôt que de sortir de leur cachette si on traite le matériel par les procédés d'inondation; mais les méthodes de dessiccation, judicieusement appliquées, permettront certainement de découvrir les larves de nombreuses espèces lucicoles.

Quant aux espèces cavernicoles, ce n'est certainement que par hasard que leurs larves se présentent ; toutes celles connues ont été trouvées isolément et rarement. De plus, on peut remarquer que toutes les espèces cavernicoles dont on connaît les larves sont des lapidicoles et qu'on ne sait rien sur les premiers états des espèces troglobies bien plus strictement adaptées, comme par exemple les *Geotrechus* endogés ou les *Aphaenops* des parois stalagmitées. Ces derniers abondent parfois à l'état adulte d'une façon incroyable, mais jamais, même par hasard, une de leurs larves n'a été rencontrée. Je reviendrai avec détail sur ce fait dans une étude de l'écologie des Coléoptères des cavernes ; disons ici seulement que les larves des *Aphaenops*, comme d'ailleurs celles de la plupart des *Bathyscinae* troglobies sont

1. A ces 16 espèces dont les métamorphoses sont connues, il faut ajouter ***Paraphaenops Breuilianus*** Jeann., dont j'ai pu recueillir tout récemment des larves, qui seront décrites ultérieurement. L'intérêt de ce nouveau type larvaire est important, car il s'agit ici d'une espèce aphénopsienne, troglobie très modifiée. A première vue la larve du ***Paraphaenops*** entre parfaitement dans le cadre des larves de ***Trechini***, défini ci-dessus; elle possède les mêmes caractères et particulièrement la même formule palpaire. Elle se fait remarquer par la grande longueur des appendices et des pattes et surtout par la forme rigoureusement parallèle de sa tête, comme celle du ***Duvalius Raymondi***.

encore plus strictement adaptées que les imagos ; les grandes cavités des grottes leur offrent des conditions d'humidité, de température, d'état physique de l'air trop variables et elles restent confinées dans les fentes où les conditions d'existence sont plus rigoureusement constantes.

Gen. **AEPUS** Samouelle

La larve de l'*Aepus Robini* Lab. fut décrite pour la première fois par Ch. Coquerel (**1850**, p. 529, et pl. XVI, fig. 3) ; ses caractères généraux, forme de la tête, longueur des pièces buccales, etc., sont ceux des larves de *Trechus*. Malheureusement des erreurs graves et multiples se sont glissées dans la description et sur les dessins de Coquerel ; en ce qui concerne les palpes, il les dit tous de 3 articles. Mais l'examen de la figure (pl. XVI, fig. 3, *b*) montre clairement que l'article basal des palpes maxillaires a été méconnu et que la formule palpaire doit être : 4 articles maxillaires, 3 labiaux.

A. Laboulbène (**1858**, p. 82) décrivant la larve du *Micralymma brevipenne* Gyll., petit Staphylinide marin, ayant les mêmes mœurs que les *Aepus*, fournit la preuve qu'une larve décrite et figurée par J. O. Westwood (**1838**, p. 131, et pl. IV, fig. 2 ; **1839**, I, p. 169 et fig. 16-15) comme larve du *Micralymma* n'est pas autre chose qu'une larve d'*Aepus*, très semblable à celle décrite par Coquerel et devant vraisemblablement être rapportée à l'*A. marinus* Ström. Laboulbène reproduit (pl. II, fig. 1, 3 et 4) les dessins de Westwood, d'où il appert que cet auteur avait compté 4 articles aux palpes maxillaires, 3 aux palpes labiaux, formule identique à celle donnée par Coquerel.

Plus tard, E. Perris (**1862**, p. 177) relève les nombreuses erreurs de la description de Coquerel et ce faisant il s'étonne du nombre insolite des articles des palpes, qu'il met en doute, en supposant que des recherches ultérieures ramèneront la formule à 4 articles maxillaires et 2 labiaux, comme chez toutes les autres larves de Carabiques. E. Perris ne fait d'ailleurs aucune allusion au mémoire de Laboulbène sur le *Micralymma*, ni aux descriptions de Westwood.

Peut-être est-ce un peu suggestionné par la haute autorité de l'entomologiste landais que Laboulbène (**1862**, p. 564) apporte peu après une vérification faite par lui-même sur de nouveaux matériaux et donne raison à Perris contre Coquerel et Westwood.

En réalité, il faut reconnaître que les articles apicaux des palpes

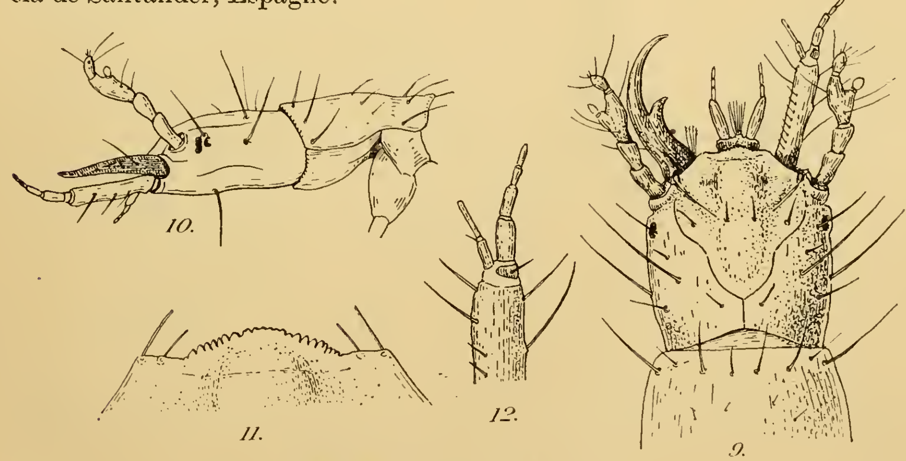
doivent être bien difficiles à compter chez des larves minuscules comme celles des *Aepus* et je conclus que la formule établie par WESTWOOD et COQUEREL, c'est-à-dire 4 articles maxillaires, 3 labiaux, doit se rapprocher de la réalité. Pour ces auteurs le palpe maxillaire comprend un basal, un prébasal, deux apicaux, le palpe labial, un basal et deux apicaux. La question de savoir s'il existe vraiment à chaque palpe deux articles apicaux ou trois comme chez les *Trechus* est secondaire ; l'essentiel est qu'il semble bien que chez les larves d'*Aepus* comme chez celles de *Trechus* le nombre des articles du palpe labial, si on y comprend le stipe, est le même que celui des articles du palpe maxillaire.

D'après les figures des auteurs le nasal des larves d'*Aepus* ne paraît pas être saillant et crénelé en avant. Mais ce caractère différentiel mériterait confirmation.

Iberotrechus Bolivari Jeannel

(Fig. 9 à 12).

MATÉRIEL. — Un exemplaire jeune recueilli par C. BOLIVAR dans la cueva del Pis, term. mun. de El Soto, partido de Villacarriedo, provincia de Santander, Espagne.



Iberotrechus Bolivari Jeann., larve jeune.
FIG. 9. Face dorsale de la tête × 45. — FIG. 10. Face latérale de la tête et du prothorax, × 45. — FIG. 11. Bord antérieur du nasal, × 160. — FIG. 12. Sommet de la maxille droite, face dorsale, × 80.

Tête relativement peu allongée. Ocelles développés ; le groupe antérieur est nettement trilobé et pourvu de cornéules ; le groupe postérieur est représenté par une petite masse de pigment. Bord antérieur du nasal

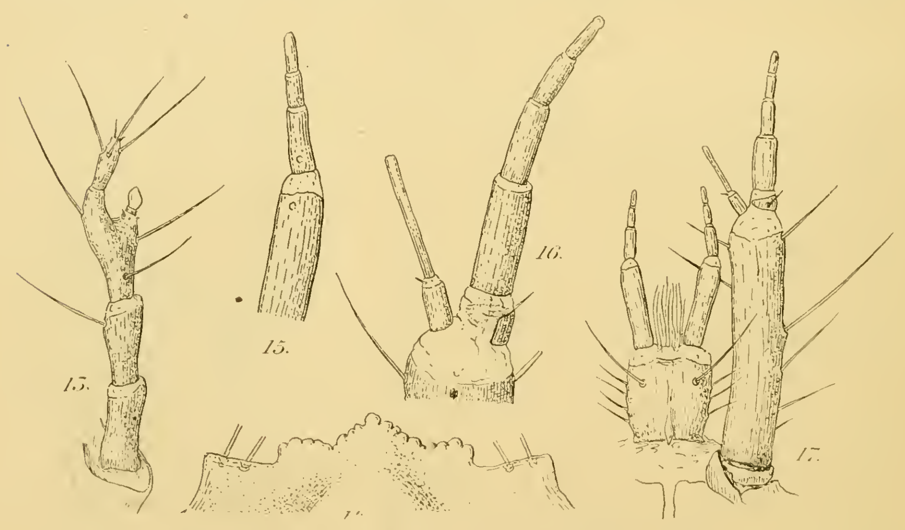
non trilobé, mais arqué, peu saillant, crénelé surtout latéralement. Cette forme du nasal distingue la larve de l'*I. Bolivari* de toutes les autres larves de *Trechus* connues. Chez l'exemplaire examiné, les antennes sont épaisses, avec l'article II à peine plus long que large, l'article terminal ovoïde, le basal des palpes est épais, le basal de la galea est grand, aussi long que les deux tiers de l'article apical ; les téguments et particulièrement le telson et les cerques sont glabres entre les macrochètes. Mais tous ces derniers caractères ne doivent pas être retenus, car il s'agit d'une larve jeune.

Longueur de l'exemplaire décrit : 4 mm.

Trechus quadristriatus Schrank

(Fig. 13 à 17).

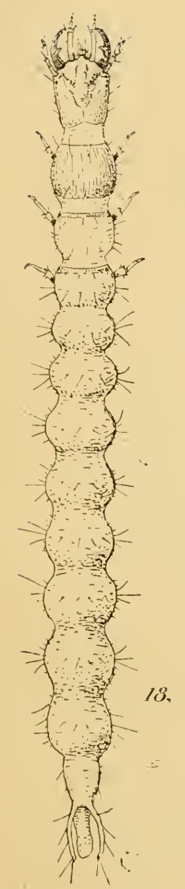
Matériel. — Un exemplaire provenant de Copenhague. Cet exemplaire est un co-type d'A. Böving ; il a été donné par M. K. Henriksen



Trechus quadristriatus Schrank, larve âgée.
Fig. 13. Antenne droite, face dorsale, × 80. — Fig. 14. Bord antérieur du nasal, × 160. — Fig. 15. Sommet du palpe labial gauche, face ventrale, × 160. — Fig. 16. Sommet de la maxille gauche, face dorsale, × 160. — Fig. 17. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 80.

du Kjobenhavn zoologiske Universitetsmuseum, à P. de Peyerimhoff qui l'a obligeamment mis à ma disposition.

A part les observations faites ci-dessus à propos des palpes labiaux et maxillaires, il n'y a rien à ajouter à l'excellente description de A. Böving.



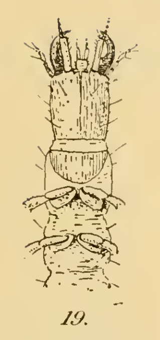


Fig. 18. Larve âgée du *Trechus rufulus* Dej., × 17. — Fig. 19. Face ventrale de la tête et des premiers segments thoraciques de la même, × 17.

Chez la larve de *T. quadristriatus* âgée, le nasal est fortement trilobé, assez régulièrement crénelé ; les crénelures sont arrondies, semblables sur les trois lobes ; le bord antérieur du sclérite mandibulaire ne porte pas de crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire. Les ocelles sont représentés par trois taches pigmentaires, deux antérieures et une postérieure. Les appendices buccaux sont grêles ; le stipe de la maxille est environ six fois aussi long que large. Les sclérites thoraciques et abdominaux sont couverts de petites soies entre les macrochètes. Les téguments de la tête sont peu distinctement réticulés.

Long. de l'exemplaire décrit : 7 mm. env.

Trechus rufulus Dejean

(Fig. 1 à 5 et 18 à 25).

Matériel. — Cinq individus âgés, provenant de la grotte des Beni-Add, douar d'Aïn-Fezza, comm. de Tlemcen, département d'Oran, Algérie (2 XII-09), Biospeologica nº 334.

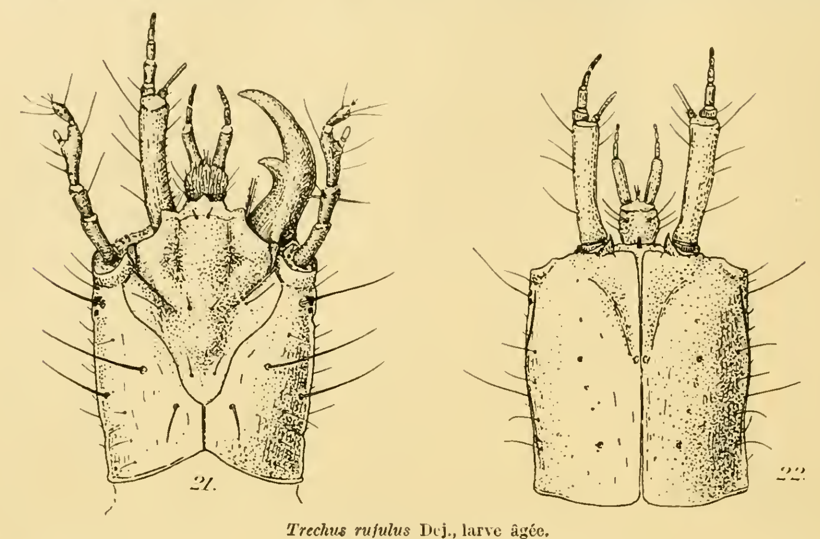
Ces exemplaires ont été recueillis dans les débris végétaux très humides du fond du vestibule faiblement éclairé, en compagnie des imagos et de nombreuses autres espèces à tous les stades de leur développement.



Fig. 20. Bord antérieur du nasal de la larve du *Trechus rufulus* Dej., × 160.

Larve grêle et allongée ayant tout à fait l'aspect extérieur de celle du *T. quadristriatus*. Tête faiblement rétrécie en arrière au niveau du cou. Nasal nettement trilobé et crénelé ; les crénelures sont irrégulières, celles des lobes externes sont plus fortes et plus épaisses que celles du lobe médian ; latéralement le bord antérieur du sclérite mandibulaire et le fond de l'échancrure naso-mandibulaire sont crénelés comme les lobes du nasal. Ocelles iden-

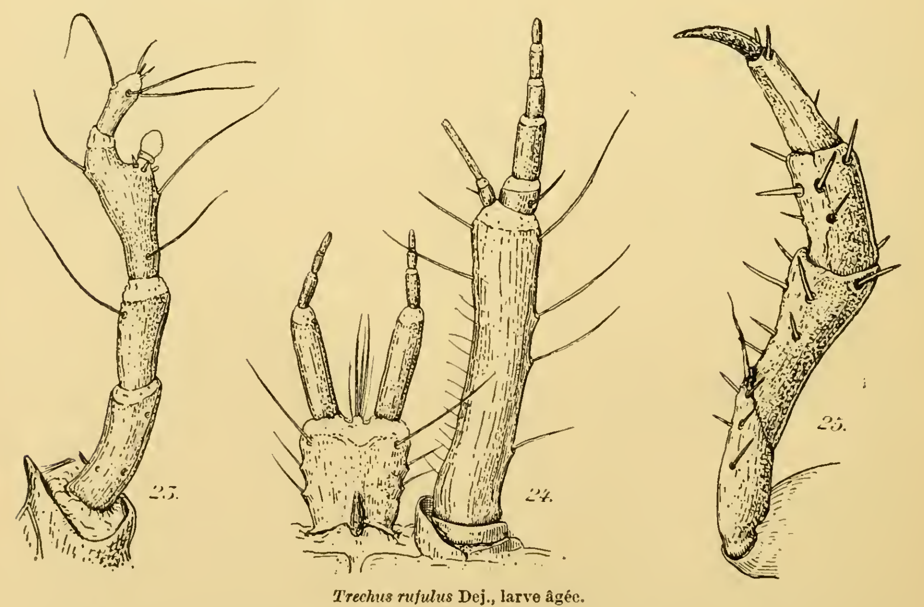
tiques à ceux du *T. quadristriatus*. Stipe des maxilles six fois aussi long que large. Téguments céphaliques réticulés. Sclérites du thorax et de l'ab-



Trechus rufulus Dej., larve âgée.
Fig. 21. Face dorsale de la tête, × 45. — Fig. 22. Face ventrale de la tête, avec les maxilles et le labium, × 45.

domen couverts de petites soies assez clairsemées entre les macrochètes.

Long. des exemplaires décrits : 7 à 9 mm. env.

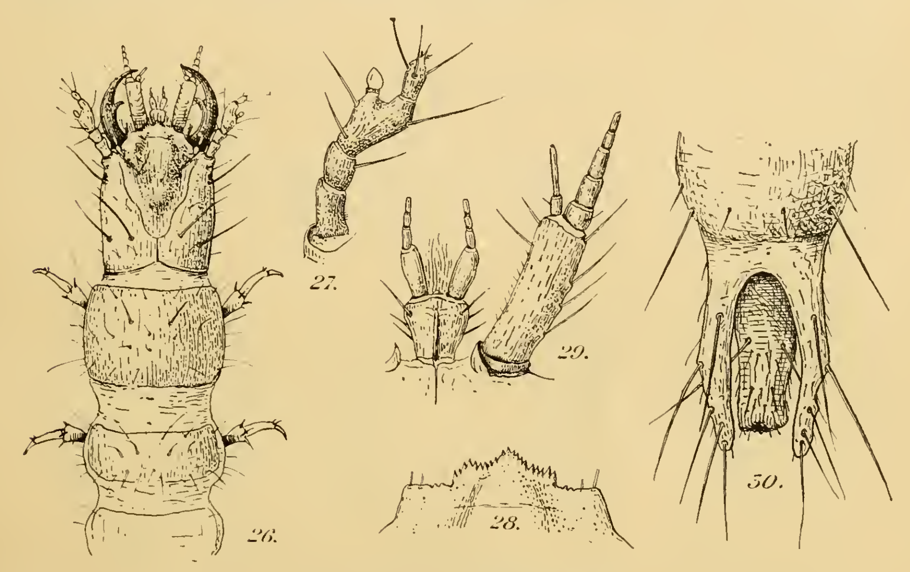


Trechus rufulus Dej., larve âgée.
Fig. 23. Antenne droite, face dorsale, × 112. — Fig. 24. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 112. — Fig. 25. Patte intermédiaire gauche, face ventrale, × 112.

Trechus distigma Kiesenwetter

(Fig. 26 à 30).

Matériel. — Un individu jeune provenant de la grotte d'Istaurdy, comm. d'Aussurucq, canton de Mauléon, département des Basses-Pyrénées, France (5 IX-13), Biospeologica n° 686 A. Cet exemplaire a été recueilli en criblant les feuilles mortes du cône d'éboulis de l'aven qui forme l'entrée de la caverne ; avec lui se tenaient de nombreux imagos et une très riche faune lemnophile.



Trechus distigma Kiesenw., larve jeune.
Fig. 26. Extrémité antérieure du corps, face dorsale, × 45. — **Fig. 27.** Antenne droite, face dorsale, × 112. — **Fig. 28.** Bord antérieur du nasal, face dorsale, × 160. — **Fig. 29.** Labium et maxille gauche, face ventrale, × 112. — **Fig. 30.** Telson, face dorsale, × 80.

Larve de coloration pâle, avec la tête testacée, moins chitinisée que les précédentes. Tête parallèle, non rétrécie à la base. Nasal très saillant, distinctement trilobé et bordé de denticules aigus semblables sur les trois lobes ; le lobe médian est assez saillant ; il existe quelques crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire. Ocelles très développés : le rang antérieur est représenté par une large tache pigmentaire très apparente et pourvue de cornéules ; le rang postérieur est indiqué par une cornéule et des traces de pigment. Antennes et pièces buccales relativement courtes, mais il faut tenir compte de ce que l'exemplaire décrit est jeune. L'article II des antennes est à peu près cubique ; l'article III est court et épais,

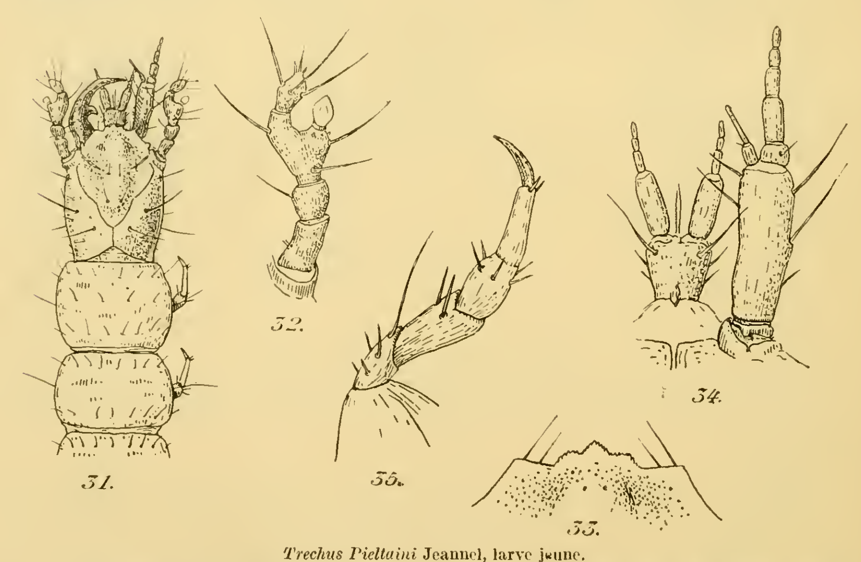
l'article IV presque aussi long que le II. Maxilles courtes et épaisses ; le stipe n'est guère plus de trois fois aussi long que large ; les palpes sont épais : le basal du palpe maxillaire est transverse, le prébasal à peine plus long que large. L'article basal du palpe labial est à peine trois fois aussi long que large ; les trois articles apicaux sont nettement discernables à tous les palpes. Tête indistinctement réticulée. Sclérites thoraciques et abdominaux avec de rares petites soies disséminées entre les macrochètes ; les cerques et le tube anal sont nettement pubescents.

Long. de l'exemplaire décrit : 4 mm.

Trechus Pieltaini Jeannel

(Fig. 31 à 35).

Matériel. — Un individu jeune recueilli par C. Bolivar dans la cueva de Mairuelegorreta, term. mun. de Cegoitia, partido de Amurrio, provin-



Trechus Pieltaini Jeannel, larve jeune.

Fig. 31. Extrémité antérieure du corps, face dorsale, × 45. — Fig. 32. Antenne droite, face dorsale. — Fig. 33, Bord antérieur du nasal, face dorsale, × 160. — Fig. 34. Labium et maxille gauche, face ventrale. × 112. — Fig. 35. Patte intermédiaire gauche, face ventrale, × 17.

cia de Alava, Espagne (28 VIII-19), Biospeologica n° 957. Cet individu a été trouvé avec des imagos dans les amas de débris ligneux qui encombrent l'entrée de la galerie dite « calle de la Estacion », c'est-à-dire dans une région de la grotte parfaitement obscure, humide et à atmosphère calme.

Larve petite, grêle, très peu chitinisée et par suite peu colorée. La tête est nettement rétrécie à la base. Le nasal est étroit, trilobé, mais peu saillant ; le bord libre des trois lobes est très finement et régulièrement denticulé ; pas de crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire. Ocelles très peu développés, visibles, mais à peine pigmentés. Antennes particulièrement grandes et épaisses ; l'article II est transverse, l'article III, volumineux et surtout très large, est à peine plus long que large ; l'article IV est très grand, presque aussi grand que l'article II. Pièces buccales peu saillantes et épaisses, surtout étant donné qu'il s'agit d'une espèce dont l'imago est décoloré, microphthalme et présente des caractères adaptatifs de troglobie ; il est vrai cependant que la larve décrite ici est jeune, presque un pullus, et que chez la larve âgée les pièces buccales et les antennes sont probablement plus allongées. Quoiqu'il en soit, chez l'exemplaire décrit ici, le stipe de la maxille est large, à peine trois fois aussi long que large ; la galea montre un basal à peine plus long que large ; le palpe maxillaire est constitué par un gros basal transverse, un prébasal épais, deux fois aussi long que large et trois articles apicaux dont le premier est beaucoup plus gros que les suivants. Palpes labiaux à basal très épais, à peine deux fois aussi longs que large. Téguments de la tête alutacés. Sclérites thoraciques et abdominaux, cerques et tube anal glabres entre les macrochètes. Pattes relativement courtes.

Longueur de l'exemplaire décrit : 3 mm.

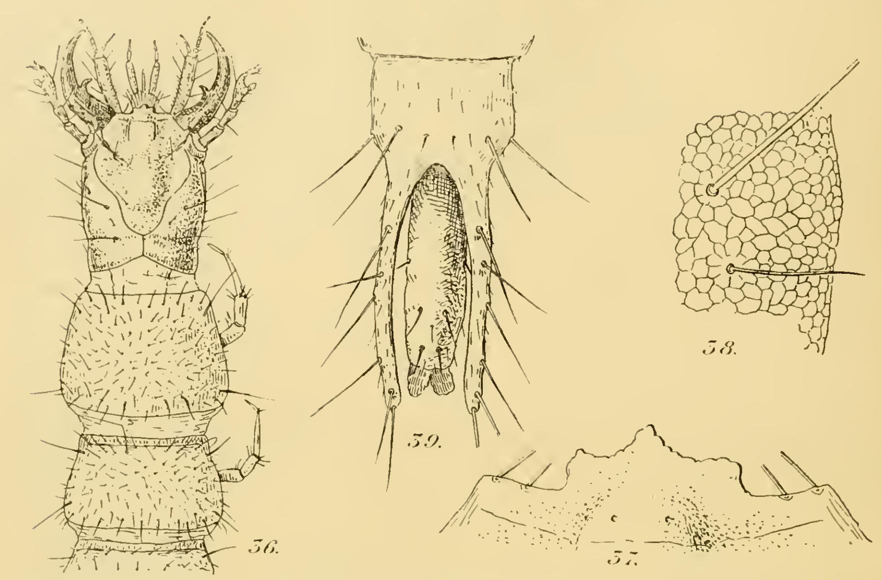
Trechus fulvus subsp. **Breuili** Jeannel

(Fig. 6 à 8 et 36 à 41).

Matériel. — Un individu âgé recueilli par H. Breuil dans la cueva del Cerro de la Pileta, term. mun. de Benaojan, partido de Ronda, provincia de Malaga, Espagne (21 IV-18), Biospeologica n° 935. Recueilli en compagnie de plusieurs imagos.

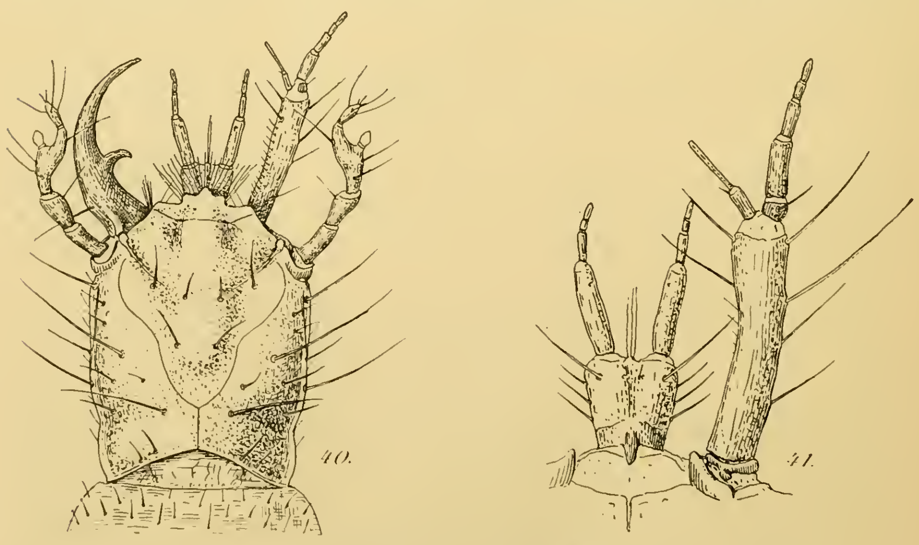
Larve âgée, grêle, avec la tête et les sclérites prothoraciques, ainsi que les ongles et les cerques ferrugineux brillants. Les téguments de la tête sont profondément et très distinctement réticulés. Nasal nettement trilobé avec le lobe médian très aigu, le bord libre des trois lobes indistinctement crénelé ; il semble que les crénelures soient usées. Pas de crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire. Pas trace d'ocelles, mais l'aire ocellaire est limitée par un sillon supérieur. Antennes grêles ; l'article basal est trois fois aussi long que large, l'article II deux fois,

l'article III quatre fois ; l'article apical est allongé, plus long que large. Maxilles semblables à celles des *T. quadristriatus* et *T. rufulus* décrits



Trechus Breuili Jeannel, larve âgée.
Fig. 36. Extrémité antérieure du corps, face dorsale, × 26. — Fig. 37. Bord antérieur du nasal, face dorsale, × 160. — Fig. 38. Joue droite, pour montrer la réticulation du tégument, × 160. — Fig. 39. Telson, face dorsale, × 45.

plus haut ; le stipe est environ six fois aussi long que large. L'article



Trechus Breuili Jeannel, larve âgée.
Fig. 40. Face dorsale de la tête, × 45. — Fig. 41. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 80.

basal du palpe labial est cinq fois aussi long que large. Sclérites thoraciques et abdominaux présentant tous les macrochètes normaux et de plus une véritable pubescence de petites soies intermédiaires très nombreuses ; les cerques et le tube anal sont aussi pubescents.

Longueur de l'exemplaire décrit : 9 mm.

Cette larve est intéressante, car elle appartient à une forme faisant partie du petit groupe très homogène du *T. fulvus* DEJ. Il sera intéressant de savoir si l'œil fait défaut chez les larves de toutes les espèces dont les imagos sont oculés ; en particulier *T. Breuili* est oculé. De plus, il est possible que la forme spéciale du nasal et la pubescence très dense des sclérites soient des caractères propres au groupe du *T. fulvus*.

Trechopsis Lapiei Peyerimhoff

(Fig. 42 à 47).

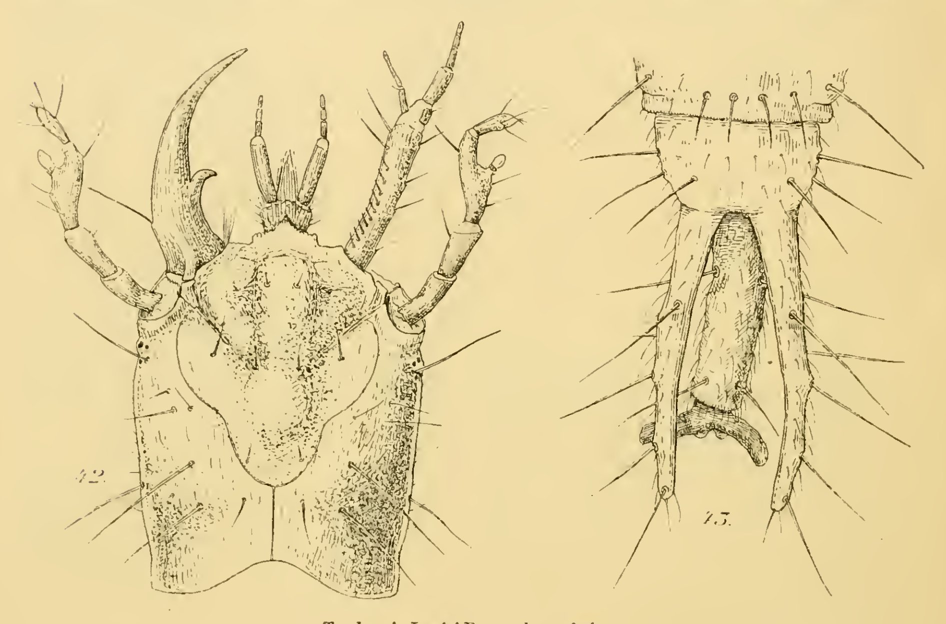
MATÉRIEL. — Une larve recueillie par P. DE PEYERIMHOFF dans le passage couvert du tessereft Guiril, crête du dj. Haïzer, comm. de Dra-el-Mizan, département d'Alger, Algérie. Cette larve se trouvait en compagnie d'imagos et de larves de l'*Alpaeus exul* PEYER.

Une larve très jeune (pullus), recueillie par P. DE PEYERIMHOFF dans le tessereft Tabort Boufrichen, crête du dj. Haïzer, comm. de Dra-el-Mizan, département d'Alger, Algérie (31 X-13), BIOSPEOLOGICA n° 713. Exemplaire recueilli dans la pénombre, sous les pierres, avec l'imago et diverses autres espèces.

La larve âgée provenant du tessereft Guiril mesure 8 mm. de long. Elle est fortement chitinisée, avec la tête et les sclérites prothoraciques ferrugineux. La tête est nettement rétrécie en arrière au niveau du sillon cervical ; ses téguments sont distinctement alutacés. Le nasal est très saillant, son lobe médian formant un angle aigu ; les crénelures sont arrondies, toutes égales, et elles s'empilent sur la pointe du lobe médian qui apparaît ainsi multituberculé ; pas de crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire. Antennes et pièces buccales grêles et longues. L'insertion des antennes est légèrement reportée sur la face dorsale. Le stipe des maxilles est sept fois aussi long que large ; l'article basal de la galea est allongé ; le palpe maxillaire est très développé, avec un prébasal volumineux, deux fois plus épais que les articles apicaux. Palpe

labial à basal quatre fois aussi long que large. Ocelles réduits, mais bien visibles, sous la forme de trois petites taches pigmentaires. Sclérites du thorax et de l'abdomen, ainsi que le crâne, couverts de petites soies assez nombreuses, disséminées entre les macrochètes. Cerques et tube anal pubescents ; l'orifice anal est encadré par deux grandes évaginations donnant à l'extrémité du tube anal la forme d'un Y.

La larve jeune du tessereft Tabort Boufrichen n'a guère que 4 mm. de long. Elle est pâle, peu chitinisée et, comme on le verra, assez diffé-

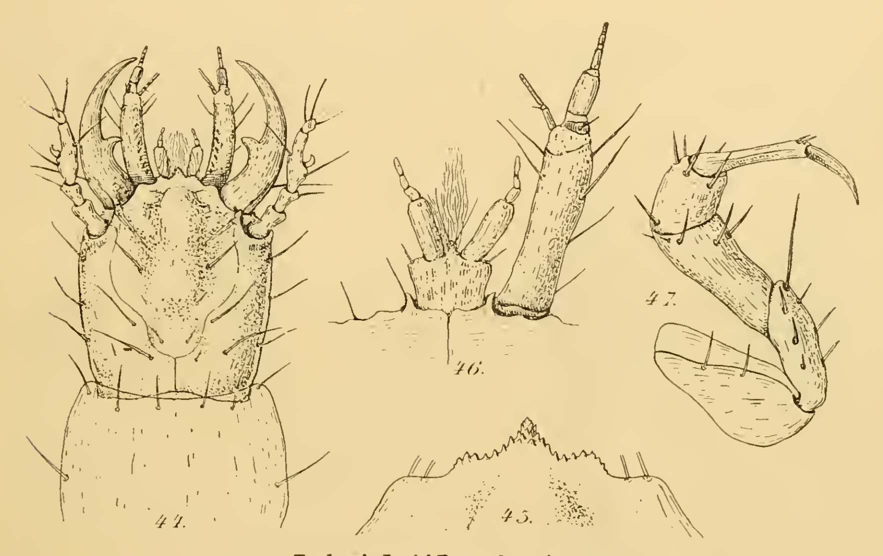


Trechopsis Lapiei Peyer., larve âgée.
FIG. 42. Face dorsale de la tête, × 45. — FIG. 43. Telson, face dorsale, × 45.

rente de la larve âgée décrite ci-dessus. Chez cette larve jeune, la tête est plus courte, plus arrondie. Le nasal présente la même forme trilobée et le même lobe médian multituberculé, mais les tubercules sont plus saillants, plus aigus et le bord libre des lobes est denté plutôt que crénelé. Pas traces d'ocelles. Les antennes sont beaucoup moins développées, surtout les articles de la base. Les maxilles sont plus courtes et plus larges, le stipe n'étant guère que quatre fois aussi long que large au lieu de sept fois. Le basal des palpes labiaux est également beaucoup plus épais. Les sclérites du corps sont glabres entre les macrochètes, de même les cerques et le tube anal ; l'extrémité de ce dernier porte une évagination en Y.

En présence de ces deux larves si différentes, la question se pose naturellement de savoir si leur identification à l'espèce *Trechopsis Lapiei* est exacte. La première, en raison de ses caractères, de sa taille, de l'existence d'ocelles, est certainement la larve du *Trechopsis*, seule espèce de Carabique d'ailleurs, avec *Alpaeus exul*, que l'on rencontre dans le tessereft Guiril. Mais on pourrait se demander à première vue si la jeune larve du tessereft Tabort Boufrichen est bien aussi une larve de *Trechopsis*.

Je ne crois pas qu'on puisse la rapporter à l'*Oreocys Bedeli* Peyer.



Trechopsis Lapiei Peyer., larve jeune.
Fig. 44. Face dorsale de la tête, × 45. — Fig. 45. Bord antérieur du nasal, face dorsale, × 160. — Fig. 46. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 80. — Fig. 47. Patte postérieure droite, face ventrale, × 80.

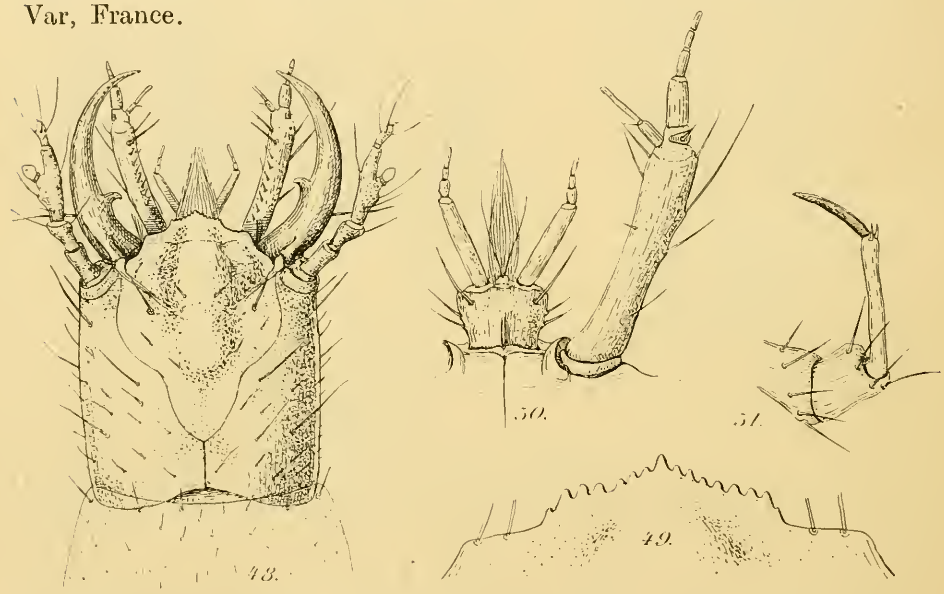
Bembidiide microphthalme vivant dans le même tessereft, car la larve de l'*Oreocys* doit être oculée. A cause de l'absence d'ocelles, on pourrait peut-être supposer qu'elle appartînsse à quelque espèce encore inconnue de *Duvalius*, mais il me semble plus rationnel d'admettre qu'il s'agit simplement d'un jeune *Trechopsis* et cela en raison de certaines similitudes de structure comme principalement celle du nasal ou encore celle de la galea de la maxille ou du tube anal. Toutes les différences que l'on observe entre les deux larves doivent être attribuées à la différence d'âge. En effet chez toutes les larves jeunes décrites dans ce travail, le nasal est armé de denticules aigus tandis que ces denticules sont toujours remplacés par des crénelures obtuses chez les larves de grande taille ; tous les appendices et les membres sont relativement beaucoup plus épais chez les jeunes,

la pubescence fait défaut sur les sclérites, les cerques et le tube anal entre les macrochètes. Quant aux ocelles, très réduits chez la larve âgée de *Trechopsis*, ils feraient défaut chez la larve jeune, à moins que sur l'exemplaire décrit ici le pigment ocellaire n'ait été détruit par une action trop intense de la potasse.

Duvalius Raymondi Delarouzée

(Fig. 48 à 51).

MATÉRIEL. — Un exemplaire recueilli avec des imagos par Ch. FAGNIEZ, dans la grotte des Fées, comm. et canton d'Hyères, département du Var, France.



Duvalius Raymondi Delar., larve âgée.
FIG. 48. Face dorsale de la tête, × 45. — FIG. 49. Bord antérieur du nasal, face dorsale, × 160. — FIG. 50. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 80. — FIG. 51. Tibia et tarse de la patte intermédiaire gauche × 80.

La tête est remarquable par la forme parallèle de ses côtés, sans trace de rétrécissement cervical. Pas trace d'ocelles. Le nasal est modérément saillant ; le lobe médian forme un angle obtus, les lobes latéraux sont à peine distincts, le bord libre des trois lobes est garni de dents régulières, saillantes, toutes à peu près semblables. Antennes à article III relativement très long. Stipe des maxilles six fois aussi long que large ; article basal de la galea allongé, prébasal du palpe environ deux fois aussi long que large. Basal des palpes labiaux très long et grêle, cinq à six fois

aussi long que large, bien plus long que les trois articles apicaux réunis. Sclérites pubescents entre les macrochètes ; les petites soies qui forment cette pubescence sont assez clairsemées. Cerques pubescents, très longs, presque deux fois aussi longs que le tube anal.

Longueur de l'exemplaire décrit : 7 mm.

Cette larve est remarquable par la forme parallèle de sa tête, l'armature régulière du nasal et surtout par la longueur des cerques.

Duvalites convexicollis Peyerimhoff

Larve décrite et figurée par P. DE PEYERIMHOFF (**1906**, p. 109, fig 1-2). Recueillie avec l'imago dans la grotte dite Pertuis de Méailles, comm. de Méailles, canton d'Annot, département des Basses-Alpes, France.

Sclérites céphaliques et prothoraciques bien chitinisés chez la larve âgée. La tête est notablement rétrécie au niveau du sillon cervical. Nasal saillant, fortement trilobé ; les lobes latéraux sont anguleux, le lobe médial est aigu ; d'après la figure 2 DE PEYERIMHOFF, les crénelures sont plus saillantes et plus grandes sur les lobes latéraux que sur le lobe médian. Antennes et pièces buccales longues et grêles. Le stipe des maxilles est six fois aussi long que large ; le basal de la galea est allongé, le palpe maxillaire (« apparemment composé de cinq articles », dit PEYERIMHOFF qui a donc bien compté les trois articles apicaux) montre un prébasal allongé, trois fois aussi long que large. Pas d'ocelles. Sclérites pubescents entre les macrochètes. Cerques de même longueur que le tube anal.

La description de P. DE PEYERIMHOFF, très complète, indique que cette larve doit être très semblable d'aspect à la larve du *D. Lespesi* décrite plus loin, dont elle ne paraît guère différer que par la forme du nasal.

Duvalites diniensis Peyerimhoff

Larve décrite et figurée par P. DE PEYERIMHOFF (**1906**, p. 111, fig. 3-4). Provenant de la grotte de Cousson, comm. et canton de Digne, département des Basses-Alpes, France.

D'après PEYERIMHOFF, cette larve est en tous points semblable à la précédente et ne s'en distingue que par la tête plus large en avant, moins rétrécie en arrière et par le nasal dont les lobes latéraux sont moins

saillants et portent des crénelures plus petites et plus nombreuses, six au lieu de trois ; les crénelures latérales sont cependant plus grandes que celles du lobe médian ; ce dernier est saillant, en angle aigu. Les appendices seraient plus grêles que chez la larve du *D. convexicollis* PEY.

Duvalites Brujasi Sainte-Claire Deville

Larve décrite d'abord par V. XAMBEU (**1904**, p. 106), puis par P. DE PEYERIMHOFF (**1906**, p. 111, fig. 5). Les deux descriptions concernent des exemplaires recueillis dans la Baume Granet, comm. de Roquefort, canton de Bar, département des Alpes-Maritimes, France.

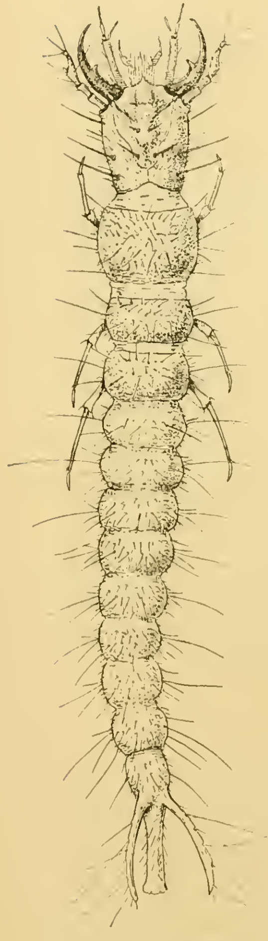
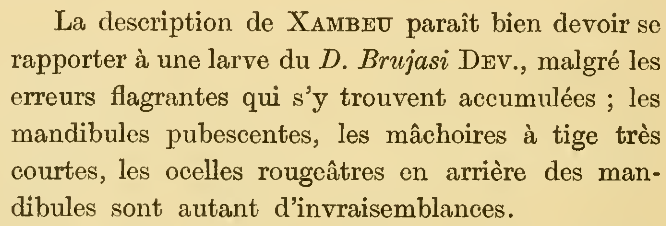


FIG. 52. Larve âgée du *Duvalites Lespesi* Fairm. × 17.



La description de XAMBEU paraît bien devoir se rapporter à une larve du *D. Brujasi* DEV., malgré les erreurs flagrantes qui s'y trouvent accumulées ; les mandibules pubescentes, les mâchoires à tige très courtes, les ocelles rougeâtres en arrière des mandibules sont autant d'invraisemblances.

PEYERIMHOFF qui a repris cette larve dans la baume Granet indique qu'elle est identique à celle du *D. diniensis* PEYER., présentant la même forme de la tête, mais que chez elle les lobes latéraux du nasal sont peu saillants et les crénelures du bord libre très effacées.

Duvalites Lespesi Fairmaire

(Fig. 52 à 57).

MATÉRIEL. — Un individu recueilli dans la grotte des Trois Cloches, comm. de Penne-du-Tarn, canton de Vaour, département du Tarn, France (30 XII-12), BIOSPEOLOGICA n° 598. Il a été trouvé dans la salle des Trois Cloches, avec des imagos, sous des pierres enfouies dans l'argile détrempée.

Larve grêle, à appendices et membres grêles et très allongés, à macrochètes très longs. Tête et sclérites prothoraciques testacés pâles, peu chitinisés,

Tête fortement rétrécie en arrière dans la région cervicale, présentant sa plus grande largeur au niveau des sclérites antennaires. Pas d'ocelles. Nasal saillant, à lobes latéraux effacés, à lobe médian formant un angle aigu ; les crénelures des lobes latéraux, au nombre de cinq à six, sont bien plus larges et moins saillantes que celles du lobe médian. Pas de crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire. Antennes grêles, à article II nettement plus long que large. Stipe de la maxille sept fois aussi long que large ; le basal de la galea est allongé, le prébasal du palpe est trois à quatre fois aussi long que large. Basal

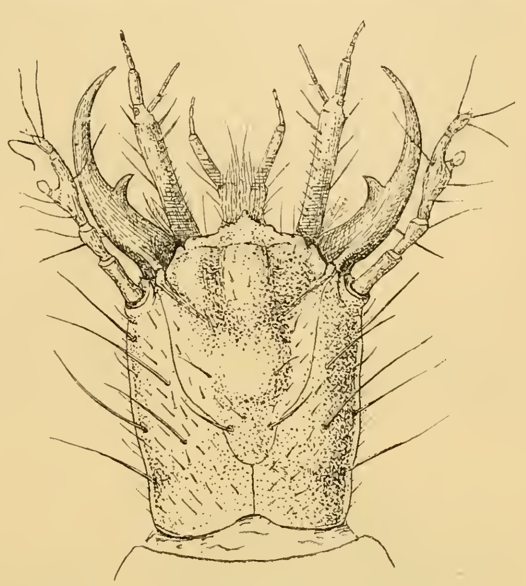
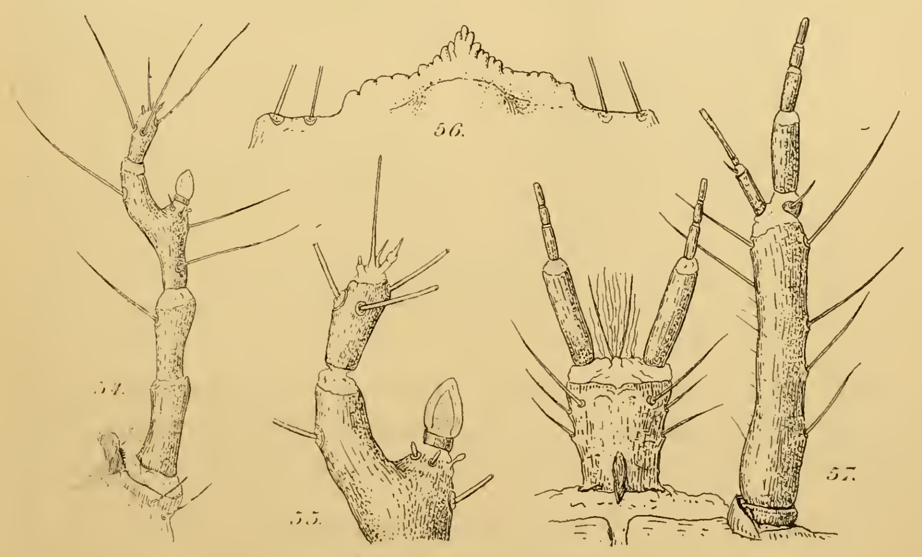


Fig. 53. Face dorsale de la tête de la larve âgée du *Duvalites Lespesi* Fairm., × 45.

du palpe labial cinq fois aussi long que large, à peine plus long que les



Duvalites Lespesi Fairm., larve âgée.
Fig. 54. Antenne droite, face dorsale, × 80. — Fig. 55. Sommet de la même, × 160. — Fig. 56. Bord antérieur du nasal, face dorsale, × 160. — Fig. 57. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 80.

trois articles apicaux réunis. Sclérites couverts de petites soies très fines entre les macrochètes. Cerques et tube anal pubescents, de même longueur, mais très longs ; le tube anal est environ six fois aussi long que large.

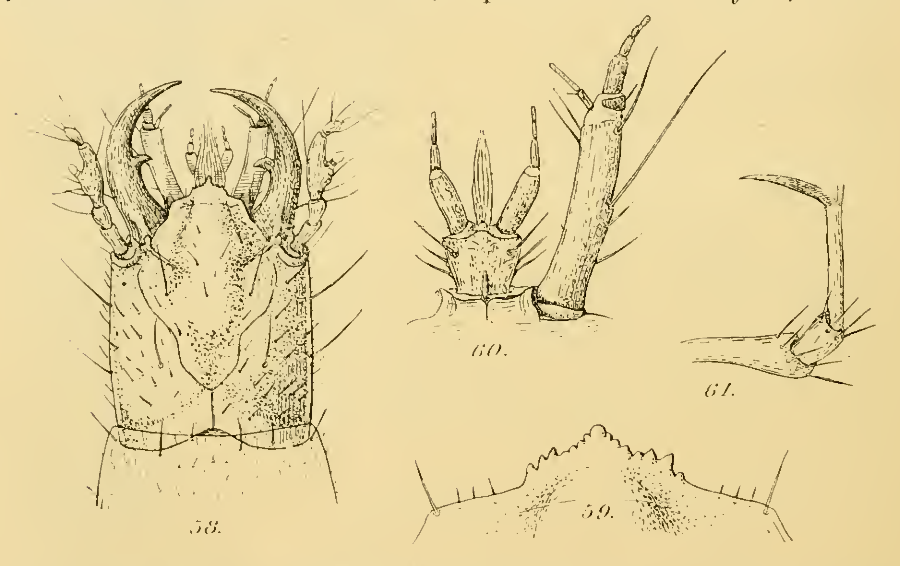
Longueur de l'exemplaire décrit : 8 mm.

Cette larve est remarquable par ses caractères d'adaptation troglobie et particulièrement par la longueur de ses appendices.

Anophthalmus Mayeti subsp. **caussicola** Jeannel

(Fig. 58 à 61).

Matériel. — Un individu jeune, recueilli dans la grotte de la Poujade, comm. et canton de Millau, département de l'Aveyron, France



Anophthalmus Mayeti Ab., larve jeune.
Fig. 58. Face dorsale de la tête, × 45. — Fig. 59. Bord antérieur du nasal, face dorsale, × 160. — Fig. 60. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 80. — Fig. 61. Tibia et tarse de la patte intermédiaire gauche, × 80.

(18 IV-09), Biospeologica, nº 257. Cet exemplaire a été rencontré dans des débris végétaux, débris de paille moisie et très humide, amassés au pied des bornes stalagmitiques et dans lesquels les imagos n'étaient pas rares.

Cette larve est assez différente des précédentes. Sa tête est parallèle, sans trace de rétrécissement dans la région cervicale. Pas d'ocelles. L'épistome est relativement étroit et allongé ; le nasal est très saillant

en avant, étroit, trilobé, son lobe médian formant un angle aigu assez fermé ; les lobes latéraux portent chacun trois grandes dents, le lobe médian est pourvu de crénelures arrondies, plus petites. Antennes à base ramassée, à article III très grand (larve jeune). Maxilles à stipe cinq à six fois aussi long que large (il doit être bien plus long et par conséquent très grêle chez la larve âgée). Basal des palpes labiaux relativement épais. Sclérites couverts de petites soies entre les macrochètes. Cerques et tube anal très longs, de même longueur. Ongles des tarses très grands, falciformes.

Longueur de l'exemplaire décrit : 8 mm.

Cette larve est très reconnaissable au premier coup d'œil par la forme allongée de l'épistome et le nasal étroit.

Neaphaenops Tellkampfi Erichson

(Fig. 62).

La larve de cette espèce a été décrite d'abord par A. S. PACKARD (**1874**, p. 562), puis avec plus de détails par H. G. HUBBARD (**1886**, p. 77, fig. XVIII et pl. XX, fig. 6), d'après un seul exemplaire recueilli au « Hebe spring », c'est-à-dire à une dizaine de kilomètres de l'entrée de Mammoth cave, dans le Kentucky, Etats-Unis d'Amérique.

PACKARD et HUBBARD faisaient quelques réserves sur l'attribution de cette larve à un *Anophthalmus*. En réalité il n'y a aucun doute à avoir. Il est même infiniment probable que c'est au *N. Tellkampfi* ER. que cette larve doit être rapportée. Elle se fait remarquer en effet surtout par la brièveté de ses mandibules à côté de maxilles démesurément allongées. Or, parmi les espèces de Tréchides qui peuplent Mammoth cave, *N. Tellkampfi* est précisément la seule qui présente à l'état adulte des mâchoires et palpes maxillaires très grêles et très longs. De plus *N. Tell-*

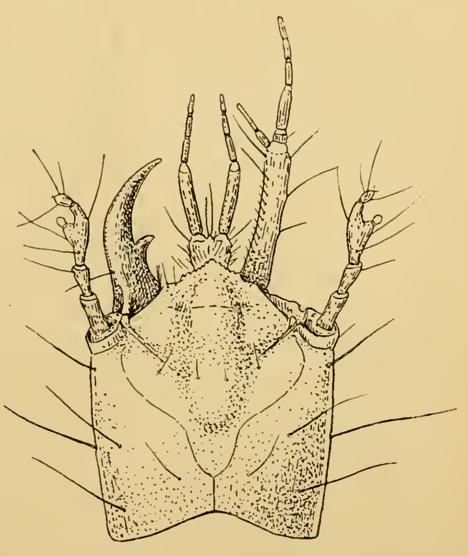


FIG. 62. Face dorsale de la tête du *Neaphaenops Tellkampfi* Er., d'après la description et les figures de HUBBARD (**1886**, p. 77).

kampfi est l'espèce répandue, commune, dans la grande caverne américaine ; elle y vit à la façon des *Duvalites* dans les grottes d'Europe ; sa larve a donc beaucoup plus de chance d'être rencontrée que celle des autres espèces, *Menetriesi* Motsch., *interstitialis* Hubb., espèces rares, endogées, dont le genre de vie doit être plutôt celui de nos *Geotrechus* pyrénéens ou des *Orotrechus* du Carso et par conséquent dont les larves doivent passer leur existence dans les régions phréatiques des massifs calcaires.

Larve grêle avec les sclérites céphaliques et prothoraciques bien chitinisés. Tête relativement petite et surtout peu allongée. Pas d'ocelles. Nasal saillant, trilobé, à bord libre paraissant régulièrement crénelé ; le lobe médian forme un angle droit. Antennes courtes, de même longueur que les mandibules ; celles-ci ramassées, peu aiguës à l'extrémité ; leur pointe ne dépasse pas le sommet du stipe de la maxille. Maxilles très développées ; le palpe est aussi long que le stipe. La figure de Hubbard indique deux articles apicaux dont le second est très grêle, deux fois plus long que le premier ; nul doute que, convenablement examiné, ce second article apparaîtra comme formé lui-même de deux articles. Même observation pour le palpe labial dont les articles apicaux sont aussi longs ensemble que le basal, lui-même très allongé. Sclérites pubescents entre les macrochètes. Cerques peu allongés, aussi longs que le tube anal.

Longueur de l'exemplaire décrit : 8 mm.

ESSAI DE SYSTÉMATIQUE

Diagnose du type larvaire des *Trechini*. — Larves grêles, peu chitinisées, les sclérites hérissés de macrochètes bien développés, pubescents entre les macrochètes, à partir d'un certain âge. Tête plus longue que large, avec l'épistome non déprimé, les côtes du tentorium très obliques et par suite les aires antennaires étroites et la zone ensiforme allongée, les sillons cervicaux peu marqués, la suture épicrâniale occupant le sixième de la longueur de la tête ; les sutures frontales à double courbure peu accentuée. Nasal très saillant, en général trilobé ou anguleux, crénelé ou denticulé. Ocelles absents ou représentés seulement par 2 ou 3 taches pigmentaires, sans cornéules. Antennes à article III bilobé, l'apex pourvu d'organes sensoriels bien développés. Mandibules grêles et falciformes. Maxilles et labium particulièrement grêles et allongés, les maxilles

toujours bien plus longues que les mandibules. Palpes maxillaires de 5 articles, palpes labiaux de 4 articles ; donc ces derniers, avec leur stipe, homologues des premiers. Pattes à hanches aussi longues que le trochanter et le fémur ensemble, peu épineuses ; le tarse terminé par un seul ongle. Tube anal grêle et long, aussi long que les cerques qui portent un petit nombre de macrochètes.

TABLEAU SYNOPTIQUE DES LARVES DÉCRITES

1. Larves vivant au bord de la mer, dans la zone intercotydale, paraissant être aveugles et présenter un nasal à bord antérieur tronqué, concave .... Gen. *Aepus* SAM.

— Larves terrestre, à nasal saillant et crénelé 2

2. Nasal arrondi, crénelé, nullement anguleux. Des ocelles bien développés .... *Iberotrechus Bolivari* JEANN.

— Nasal plus ou moins trilobé, crénelé ou denticulé, son lobe médian formant un angle saillant en avant 3

3. Des ocelles pigmentés 4

— Pas d'ocelles 8

4. Lobe médian du nasal très saillant et hérissé de denticules s'empilant sur la face dorsale .... *Trechopsis Lapiei* PEYER.

— Lobe médian du nasal seulement crénelé ou denticulé sur ses bords. 5

5. Denticulation du nasal régulière, les dents toutes semblables sur les trois lobes 6

— Denticulation du nasal irrégulière, les dents latérales plus grandes que les dents médianes 7

6. Pas de crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire de l'épistome .... *Trechus Pieltaini* JEANN.

— Des crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire de l'épistome .... *Trechus distigma* KIESW.

7. Pas de crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire de l'épistome .... *Trechus quadristriatus* SCHRK.

— Des crénelures dans l'échancrure naso-mandibulaire de l'épistome .... *Trechus rufulus* DEJ.

8. Mandibules courtes, leur apex atteignant à peine le sommet des stipes des maxilles .... *Neaphaenops Tellkampfi* ER.

— Mandibules longues et grêles, leur apex dépassant le sommet des stipes des maxilles 9

9. Denticulation du nasal régulière, les dents toutes semblables sous les trois lobes 10
— Denticulation du nasal irrégulière, les dents latérales plus grandes que les dents médianes 11
10. Denticules du nasal très saillants ; tête à côtés parallèles. .... *Duvalius Raymondi* Del.
— Denticules du nasal très effacés, obsolets, tête à côtés rétrécis dans la région cervicale................ *Duvalites Brujasi* Dev.
11. Tête à côtés parallèles, l'épistome étroit et très saillant ; crénelures externes du nasal très grandes et en petit nombre (3), le nasal étroit........................ *Anophthalmus Mayeti* Ab.
— Tête à côtés rétrécis en arrière dans la région cervicale ; épistome de forme normale.................................... 12
12. Dents externes du nasal très larges, mais très peu saillants, au nombre de 4 ou 5................. *Duvalites Lespesi* Fairm.
— Dents externes du nasal très saillantes.................... 13
13. Dents externes du nasal au nombre de 3.................. .... *Duvalites convexicollis* Peyer.
— Dents externes du nasal au nombre de 6. *Duvalites diniensis* Peyer.

***

Il est à remarquer qu'il n'existe pas une corrélation absolue entre la disparition de l'œil et l'allongement des appendices. La larve oculée du *Trechopsis* possède des pièces buccales au moins aussi grêles et longues que celles des *Duvalites* aveugles et d'autre part parmi les larves aveugles, il en est dont les appendices sont plus ou moins allongés. De toutes les larves décrites ci-dessus, celle dont les appendices sont les plus longs est celle du *D. Lespesi* et cette espèce ne se fait certes pas remarquer à l'état adulte par une somme de caractères adaptatifs plus grande que chez ses congénères.

Les larves ont des ocelles chez les espèces dont l'imago est oculé, elles n'en ont point chez les espèces aveugles des cavernes ; mais il faut observer que chez un *Trechus* microphthalme, comme le *T. Breuili* (qui n'est qu'une adaptation troglobie du *T. fulvus* Dej.), la régression de l'œil a marché plus vite chez la larve que chez l'adulte, puisque la larve est aveugle, tandis que l'adulte a encore des yeux fonctionnels, quoique petits. On pouvait d'ailleurs s'attendre à voir des ocelles larvaires dispa-

raître avec plus de facilité dans les cavernes que des yeux composés de Coléoptère adulte, car on sait que l'atrophie régressive d'un organe se fait avec d'autant plus de facilité que cet organe est plus simple.

AUTEURS CITÉS

1910. Böving (A.). Nye Bidrag til Carabernes Udviklingshistorie. I. Larver til *Calathus Olisthopus*, *Oodes*, og *Blethisa*. (*Entomol. Meddelelser*, Kjöbenhavn, I, p. 319-364, pl. VI.)

1911. Böving (A.). Nye Bidrag til Carabernes Udviklingshistorie. II. Larver af Slaegterne *Tachypus*, *Cillenus*, *Trechus*, *Clivina*, *Zabrus*, *Anisodactylus*. (*Entomol. Meddelelser*, Kjöbenhavn, II, p. 129-180, fig. pl. V-IX.)

1850. Coquerel (Ch.). Note pour servir à l'histoire de l'*Aepus Robini* et description de sa larve. (*Ann. Soc. ent. France*, 1850, p. 529-532, pl. XVI, fig. 3.)

1886. Hubbard (H.-G.). Description d'une larve d'*Anophthalmus* sp., in A. S. Packard, The cave fauna of North America, with remarks on the anatomy of the brain and origin of the blind species. (*Nat. Acad. of Sciences*, Washington, IV, first mém., p. 77, fig. et pl. XX, fig. 6).

1907. Jeannel (R.). Diagnose d'un *Trechus* cavernicole nouveau de l'Algérie. (*Bull. Soc. ent. France*, 1907, p. 51-53, fig.).

1911. Jeannel (R.). Revision des Bathysciinae, Morphologie, Distribution géographique, Systématique. Biospeologica XIX. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, Paris, 5e série, tome VII, p. 1-641, pl. I-XXIV.)

1858. Laboulbène (A.). Sur les mœurs et l'anatomie de la *Micralymma brevipenne*. (*Ann. Soc. entom. France*, 1858, p. 73-110, pl. II-III).

1862. Laboulbène (A.). Remarques sur les palpes maxillaires et labiaux de la larve de l'*Aepus Robini* Lab. (*Ann. Soc. ent. France*, 1862, p. 564.)

1874. Packard (A.-S.). *Larvae* of *Anophthalmus* and *Adelops*. (*American Naturalist*, VIII, p. 562.)

1862. Perris (E.). Histoire des Insectes du pin maritime, supplément aux Coléoptères et rectifications. (*Ann. Soc. ent. France*, 1862, p. 173-243, pl. V et VI.)

1906. Peyerimhoff (P. de). Sur quelques larves de Coléoptères cavernicoles. (*Bull. Soc. ent. France*, 1906, p. 109-118, fig.)

1894. Rupertsberger (M.). Die biologische Literatur über die Käfer Europas von 1880 an. (Linz, 1894, 310 p.).

1867. Schiödte (J.-G.). De Metamorphosi Eleutheratorum. Bitrag til Insekternes Udviklingshistorie, III partie. (*Kröyer Naturh. Tidsskrift*, Kjöbenhavn. 1867, IV, p. 415-552, pl. XII-XXII.)

1838. Westwood (J.-O.). Notes upon subaquatic insects, with the description of a new genus of British Staphylinidae. (*Magaz. Zool. and Bot.* 1838, II, p. 124-132.)

1839. Westwood (J.-O.). An introduction to the modern classification of Insects, I. (*London*, Longman, 1839, 462 p.)

1894. Xambeu (V.). Mœurs et Métamorphoses d'Insectes, 6e mémoire. (*Ann. Soc. linn. Lyon*, 1894, 152 p.)

1901. Xambeu (V.). Mœurs et métamorphoses d'Insectes, 9e mémoire. (*Rev. d'Entom.* Caen, 1901, XX, p. 7-69.)

1904. Xambeu (V.). Description de la larve de l'*Anophthalmus Brujasi* Dev. (*Bull Soc. ent. France*, 1904, p. 106-107.)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 59, p. 543 à 563.
3 Septembre 1920

RÉACTIONS DES TISSUS
DU DYTISCUS MARGINALIS L.
AU CONTACT DE LARVES DE DISTOME ENKYSTÉES ET FIXÉES AUX PAROIS DU TUBE DIGESTIF DE L'INSECTE

PAR

A.-CH. HOLLANDE
Professeur à la Faculté de Pharmacie de Nancy.

SOMMAIRE :

INTRODUCTION

L'action nocive des parasites sur les cellules de l'hôte, chez les Insectes, a été souvent signalée par les auteurs.

D'une manière générale, les effets dus aux protozoaires, bactéries pathogènes, levures, etc., vivant à l'intérieur des cellules de l'Insecte parasité se traduisent par l'hypertrophie, parfois considérable, de la cellule hôte ; cette hypertrophie porte aussi bien sur le noyau de la cellule que sur son cytoplasme (LÉGER, 1907 ; MRAZEK, 1910 ; BRINDLEY et

Pott, 1910 ; K. Sulc, 1910 ; O. Duboscq, 1918 ; Debaisieux, 1919) ; fréquemment on observe également une action spéciale sur le noyau, aboutissant à la formation de mitoses suivies ou non de la division du protoplasme de la cellule (De Sinéty, 1901 ; Mercier, 1908, etc.).

La présence de métazoaires endoparasites (*Mermis*, Nématodes, larves entomobies de Diptères, d'Hyménoptères, etc.) chez les Insectes détermine des dégâts considérables à l'organisme de l'hôte. Ces dégâts sont de deux sortes : les uns sont dus aux actions mécaniques provoquées par la présence de l'hôte (déplacement du parasite, compression des tissus de l'hôte, action destructive directe des tissus par les pinces buccales du parasite, etc.) ; les autres résultent des toxines rejetées par le parasite dans le sang de l'Insecte parasité ; les actions nocives de ces toxines sont les moins connues.

En général, la présence de tels parasites dans le corps de l'Insecte détermine la castration parasitaire indirecte de l'hôte (Leucart, 1857 ; A. Giard et J. Bonnier, 1869 ; Schneider, 1885 ; J. Pérez, 1886). Cette castration serait le résultat, au cours de l'évolution des gonades, du manque d'apport des substances nutritives nécessaires au développement des cellules sexuelles (ovocytes surtout) ; les substances nutritives nécessaires à ce développement étant prélevées par le parasite au détriment de l'organisme de l'Insecte (Wheeler, 1910 ; J. Pantel, 1898, 1910, 1913).

Ayant eu l'occasion de capturer un imago de *Dytiscus marginalis* L. dont le tube digestif présentait, fixés à ses parois internes, un très grand nombre (j'ai pu en compter au moins 65) de kystes renfermant la larve d'un Distome, je me propose, dans le présent Mémoire, d'étudier ce parasite, et surtout son mode de fixation et les réactions que sa présence a déterminé sur les cellules de l'organisme du coléoptère.

Description du parasite.

Le *Dytiscus marginalis* L. infesté était un individu mâle qui fut capturé en plein vol, non loin d'une rivière, au mois de septembre dans le Dauphiné (village de Gresse), à l'altitude de 1.300 mètres. Ce coléoptère présentait tous les caractères externes d'un individu mâle normal.

A la dissection, le tube digestif de l'insecte montre, fixée à ses parois externes, de nombreuses petites boules blanches visibles à l'œil nu, mesurant en moyenne 420 μ de diamètre. Chacune de ces petites masses sphériques constitue un kyste, à l'intérieur duquel il est possible de recon-

naître une larve vivante de trématode. On voit, en effet, cette larve se mouvoir sur elle-même et se placer dans diverses positions. L'épaississement de la membrane du kyste et la présence de fines gouttelettes de graisse dans les tissus de la larve rendent assez difficile l'examen direct du parasite au microscope.

Après éclaircissement, au lacto-phénol, la larve présente deux ventouses allongées dont l'une est souvent légèrement plus petite que l'autre (fig. 1), il n'existe pas de rostre différencié et aucun crochet n'est perceptible ; on ne voit également aucune vésicule caudale. On aperçoit généralement l'ébauche de deux glandes sexuelles.

Ces différents caractères se retrouvent sur les coupes colorées ; bien que peu nombreux, ils permettent néanmoins de faire considérer la larve de Plathelminthe observée, comme une très jeune larve de Distome, dont l'espèce est indéterminable à cet âge-là [1].

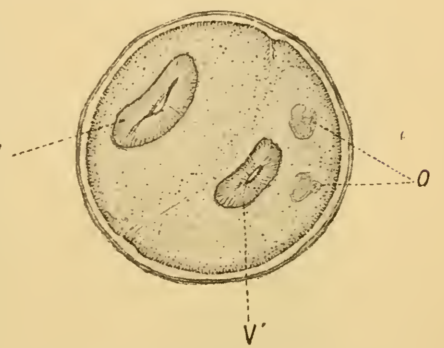


FIG. 1. Aspect du kyste de la larve du Distome ; *v*, ventouse buccale ; *v'* ventouse abdominale ; *o*, ébauche des glandes sexuelles. Lacto-phénol. *Grossissement* : 180.

N'ayant pu tenter aucun essai d'infection au moyen de ces larves enkystées sur des animaux supérieurs (poissons, batraciens, oiseaux aquatiques) et la littérature ne m'ayant fourni aucun renseignement sur la présence de telles larves fixées à l'intestin du *Dytiscus marginalis*, il ne m'est pas possible de dire actuellement à quel Distome adulte correspondent les jeunes larves enkystées. J'étudierai donc de suite les réactions que le parasite détermine sur les cellules de l'hôte ; leurs descriptions feront, du reste, l'objet principal de ce Mémoire.

Répartition des kystes le long du tube digestif de l'Insecte.

Les kystes sont répartis sur tout le parcours du tube digestif du Dytique examiné, sauf sur l'intestin antérieur (œsophage et proventricule). Ils sont fixés, comme je l'ai déjà dit, à la paroi externe du tube digestif ; ils sont donc au contact direct du sang de l'Insecte. J'ai pu

1. Je remercie M. le docteur Félix Rosen, de l'Université de Neufchatel, qui a bien voulu examiner les kystes de ce Distome et me fournir les indications du schéma reproduit à la figure 1 et les indications que je rapporte ici.

compter au moins 65 de ces kystes, mais il est bien certain qu'il y en avait davantage. Je n'ai pas observé ces kystes ailleurs que le long du tube digestif.

Le long des parois du ventricule chylifique (intestin moyen), les kystes sont très nombreux et se présentent parfois par groupes de 3 à 5, pressés les uns contre les autres (fig. II) ; il en est de même le long des parois du rectum (fig. III). Les kystes accolés à la portion de l'intestin postérieur qui va des tubes de Malpighi au rectum sont au contraire en petit nombre. Les kystes fixés au ventricule chylifique sont enfouis sous les petites proliférations externes constituées par les cryptes de régénération ; ils sont par suite moins visibles que ceux qui adhèrent au rectum. A l'examen à la loupe binoculaire, on voit fréquemment que les kystes sont reliés aux parois intestinales par un fin pédicule [1].

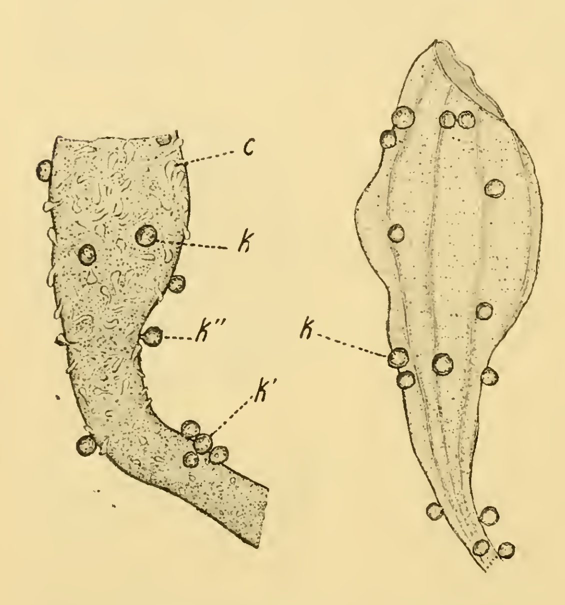


FIG. II. Ventricule chylifique d'imago de *Dytiscus marginalis* montrant les kystes *k* des larves de Distome parfois fixés par groupes *k'* à l'intestin et dont le pédicule est très visible en *k''* ; *c*, petits cœcums chylifiques (cryptes de régénération des cellules intestinales). *Grossissement* 25 *fois*.

FIG. III. Intestin postérieur (rectum) du même insecte, montrant également de nombreux kystes fixés. *Même grossissement que figure* II.

Pénétration des larves du Distome dans le corps de l'Insecte.

Je n'ai pas observé de larves de Distome à l'état libre dans le sang de l'Insecte ; toutes les larves avaient déjà sécrété leur membrane kystique au moment de la capture du Dytique ; l'enkystement paraissait même s'être produit pour certaines larves depuis longtemps déjà, si l'on en juge d'après la masse et la nature des éléments cellulaires situés autour de quelques kystes. L'infestion du Dytique a pu se produire, soit durant la période

1. Parmi les kystes que j'ai observés, deux d'entre eux avaient une couleur marron et non blanc laiteux de plus, ils présentaient des reflets moirés. Il était impossible de distinguer à l'intérieur la larve du Distome. Je pense qu'il s'agissait de deux kystes dont les larves étaient mortes.

larvaire du coléoptère, soit pendant sa vie d'imago. L'absence de tout désordre organique ou de destruction de plages de cellules intestinales chez l'imago parasité aux alentours même des kystes pourrait être une indication en faveur d'une infestion à la période larvaire de l'Insecte. Mais il se peut également que les larves (miracidium ?) étant infiniment petites et filiformes, lors de leur passage au travers de l'épithélium intestinal de l'imago, n'aient déterminé que des lésions infimes, vites réparées par l'action régénératrice des jeunes cellules de remplacement du tube digestif. Les formations périkystiques (fibres musculaires, membrane périkystique, etc.), que je décrirai dans quelques instants, paraissent toutefois plaider en faveur d'une infestion pendant la période larvaire du Dytique.

Quoiqu'il en soit, le grand nombre de kystes observés le long des parois du tube digestif de l'insecte montre que l'infestion du coléoptère a été intense et a dû se produire en une seule fois par l'ingestion d'un grand nombre d'œufs embryonnés ou de très jeunes embryons.

L'absence de kystes le long de l'œsophage du Dytique parait résulter de l'impossibilité pour l'embryon du Distome de traverser l'épaisse couche de chitine qui tapisse la lumière de cette partie du tube digestif (Bordas, **1901-1913**) ; l'absence de kystes en cet endroit montre également que les embryons du Trématode, après avoir traversé les cellules intestinales de leur hôte, ont dû s'accroître rapidement après leur arrivée au contact du sang et s'enkyster non loin de l'endroit où s'est effectuée la traversée [1].

A. Mode de fixation des kystes à l'intestin.

Plusieurs éléments concourent à la fixation du kyste aux parois externes du tube digestif.

Ce sont, en allant de la membrane du kyste vers l'extérieur :

1° les leucocytes accumulés autour du kyste ;

2° les fibres musculaires périkystiques ;

3° les trachées dont les cellules peuvent être modifiées par les toxines du Distome ;

4° une membrane spéciale périkystique qui entoure plus ou moins complètement les fibres musculaires périkystiques et la masse leuco-

1. Si l'infestion du Dytique s'est faite durant la vie larvaire de l'insecte, il faut admettre que les embryons (miracidiums, rédies ou cercaires) fussent de dimensions très restreintes ; ces éléments, d'après les observations de Portier (**1911-1913**), devant passer, pour arriver dans le tube digestif de la larve du Dytique, par les orifices très étroits des mandibules de cette larve.

cytaire ; cette membrane peut manquer autour de certains kystes ;

5° les éléments voisins du kyste (cryptes de régénération, tubes de Malpighi) qui enchâssent plus ou moins le kyste.

J'étudierai successivement ces différentes formations.

a) Action des Leucocytes.

Tout autour de la membrane des kystes sécrétée par les larves du Distome parasite se voit un grand nombre de leucocytes du sang de l'insecte. Ces leucocytes sont plus ou moins tassés les uns sur les autres ; ils sont surtout très aplatis au contact du kyste même ; on peut également observer un léger tassement de ces cellules le long de la membrane péri-kystique (fig. IV, VII, VIII).

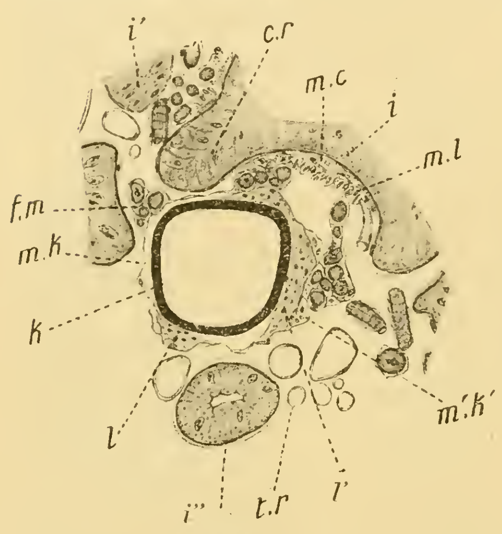


Fig. IV. Coupe transversale passant par un kyste *k* logé entre les cœcums *i'*, *i''* et l'intestin *i* du Dytique.

m. c, muscles circulaires ; *m. l*, muscles longitudinaux ; *f. m*, paquets de fibres musculaires non au contact de l'intestin ; *l*, leucocytes du sang accolés à la membrane kystique ; *m. k*, membrane périkystique dont une cellule *m'. k'* renferme une dizaine de noyaux ; *l'*, leucocytes agglomérés renfermés entre la membrane périkystique *m. k*, et la membrane propre *k* du kyste. *Gross. ocul.* 6 ; *obj.* 3 *Leitz* c. cl. trichromique de P. Masson ; fixation au picro-cupro-formol-acétique (Hollande 1917).

L'appel des leucocytes a-t-il lieu dès que la larve du Distome pénètre dans le sang de l'insecte ou ne commence-t-il qu'après la formation du kyste. Il est difficile de répondre à cette question, l'observation directe de la larve libre dans le sang n'ayant pu être faite. Si l'on se rapporte aux observations des auteurs et en particulier à celles de Cuénot (1896) qui a constaté que les larves de Diptères et d'Ichneumonides qui vivent en parasites dans le sang de *Forficularia auricularia*, des chenilles de *Pieris brassicae* et de *Bombyx rubi*, ne sont pas entourées de leucocytes, il est probable que, chez le Dytique infesté, l'appel leucocytaire observé ne s'est produit qu'après l'enkystement des larves du Distome. S'il en est ainsi, on peut penser que l'attraction leucocytaire n'a pas lieu en présence des larves du Trématode parce que celles-ci rejettent dans le sang de l'insecte des substances chimiotactiquement négatives en rapport avec leur propre

nutrition, mais que, dès que les larves cessent de s'accroître, les échanges nutritifs diminuant notablement, elles ne rejettent plus de substances répulsives vis-à-vis des phagocytes [1] ; à partir de ce moment, les leucocytes seraient attirés vers le kyste, comme ils le seraient vers un corps étranger introduit dans le sang de l'Insecte ; l'attraction des leucocytes pourrait même être alors activée par la sécrétion de nouvelles toxines spéciales rejetées par le kyste.

Malgré l'épais manteau de leucocytes autour de certains kystes, les larves enkystées demeurent vivantes ; force est donc d'admettre que les sucs digestifs des leucocytes ne peuvent attaquer la membrane du kyste [2] ; cette membrane ne pouvant être désagrégée, la pénétration des leucocytes à l'intérieur du kyste du Distome est rendue impossible et sa destruction ne peut s'effectuer.

Comme on le voit, la phagocytose s'arrête par suite, ici, à son premier stade [3] : appel des leucocytes et accolement de ceux-ci au corps étranger ; l'appel des leucocytes continuant, leur entassement progressif s'effectue peu

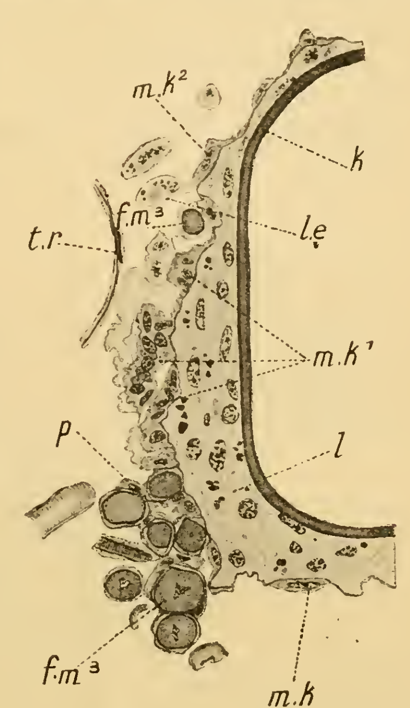


FIG. V. Coupe transversale passant par le même kyste que précédemment, mais à un niveau différent et montrant à un grossissement plus fort trois cellules multinucléées *m. k*¹ de la membrane périkystique ; *m. k*, une cellule de la membrane périkystique n'ayant qu'un noyau ; *l*, leucocytes accumulés entre la membrane périkystique précédente et la membrane kystique propre *k* ; *le*, leucocytes libres ; *p*, cellules participant à la formation de la membrane périkystique et entourant ici les fibres musculaires ordinairement libres *f. m*³ ; *tr*, trachées. *Gross. oc.* 6 *obj.* 7 *Leitz. c, cl*, coloration au trichromique de P. MASSON ; fixation : picro-cupro-formol acétique. Les membranes des cellules de la limitante périkystique *m. k*¹, *m. k*², sont colorées en bleu par le bleu d'aniline ainsi que les membranes externes du sarcolemme des fibres musculaires *f. m*³.

Il en est de même des membranes des cellules de la membrane péritonéale située autour des tubes de Malpighi et particulièrement visible en *m. p*, dans la figure suivante (fig. VI).

1. CUÉNOT (1896) a également constaté chez les *Gryllus domesticus* que des grégarines coelomiques restent « indemnes pendant toute leur croissance et ne sont attaquées (par les phagocytes) que lorsqu'elles se préparent à la sporulation ». (Loc. cit. p. 324.)

2. L'attaque des kystes n'a pas lieu, probablement, parce que les ferments digestifs des leucocytes ne peuvent s'extravaser hors des leucocytes, à moins que la larve enkystée ne puisse sécréter des antiferments, qui neutraliseraient l'action de ceux-ci, comme cela se produit — ainsi que DASTRE et STASSANO l'ont mis en évidence — chez les tœnia qui vivent dans l'intestin des animaux.

3. Pour METCHNIKOFF il y aurait phagocytose dès qu'il y a accolement des phagocytes au corps étranger. Pour LEVADITI (1917), cet accolement est « un phénomène d'ordre physico-chimique, absolument indépendant de la vitalité du phagocyte. »

à peu autour du kyste ; bientôt s'établit ainsi l'isolement du kyste du reste de l'organisme de l'Insecte. Dans la suite, les leucocytes périkystiques, au lieu de dégénérer et de mourir — comme cela a lieu souvent chez les animaux supérieurs — continuent à vivre, ainsi que l'indiquent leurs noyaux normaux et non pycnotiques [1]. Le leucocyte de l'insecte, accolé au kyste de la larve du Distome, ne devient pas une cellule pyoïde. Il en résulte que l'épais manteau [2] de leucocytes qui entoure le kyste constitue, en quelque sorte, un filtre par où doivent passer, venant du sang de l'insecte, les éléments nutritifs nécessaires à la vie de la larve enkystée (oxygène, eau, sels, peut-être même matières protéiques simples telles que polypeptides). Mais inversement certains produits solubles, résultant des processus vitaux de la larve du Distome ainsi que ses toxines propres, devront aussi, avant de se déverser dans le sang de l'Insecte, traverser la masse des leucocytes vivants périkystiques ; dès lors, ces leucocytes, par leurs antitoxines, pourront neutraliser, en partie tout au moins, les produits toxiques émanés du kyste ; et ainsi l'organisme de l'insecte sera encore préservé de l'action nécrotique des produits éliminés par les larves enkystées ; d'autre part, ces larves pourront continuer à vivre très longtemps sans que leur présence vienne interrompre la vie du coléoptère.

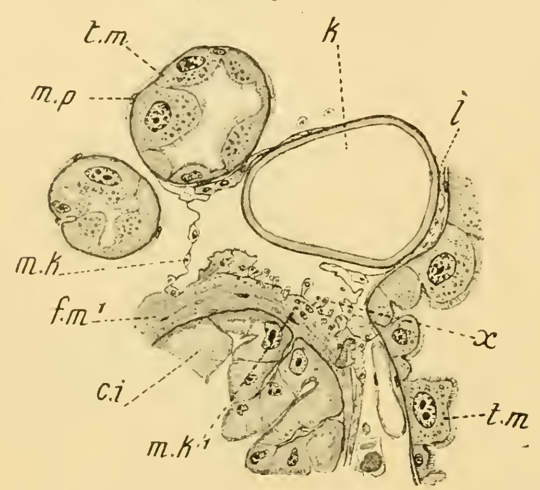


FIG. VI. Coupe transversale montrant le début de la fixation d'un kyste *k* logé entre des tubes de Malpighi *t. m.* et accolé à l'intestin postérieur ; *c. i*, rectum ; *m. p*, membrane péritonéale entourant les tubes de Malpighi ; *m. k'*, cellules multinucléées périmusculaires ; *x*, cellules uninucléées périmusculaires; *f. m'*, fibres musculaires circulaires périintestinales ; *m. k*, membrane périkystique très visible ; *Gross. Leitz* 6 × 3 ; *c. cl*, coloration au carmino-fer (HOLLANDE 1916) ; même fixation que figure V.

1. Les leucocytes périkystiques ne se transforment donc pas ici en une enveloppe conjonctivoïde, comme cela aurait été vu dans certains cas par quelques auteurs. (Gaines des larves entomobies fixées selon PANTEL, 1910).

2. On pourrait admettre à la rigueur que le manteau formé par les leucocytes autour du kyste est de date récente — ce que je ne pense pas — et que c'est pour cette raison que ces leucocytes ne se sont pas encore transformés en « cellules conjonctivoïdes », selon l'expression employée par PANTEL, pour les leucocytes qui entourent certaines larves entomobies fixées. Si cela était, il n'en serait pas moins vrai que, tant que cette transformation n'a pas été obtenue, la couche des leucocytes, demeurés vivants, fonctionne comme un filtre vis-à-vis des toxines rejetées par la larve enkystée.

Les leucocytes que l'on observe autour des kystes appartiennent au groupe des leucocytes-phagocytes [1] tels que je les ai décrits en 1909-1911 dans une étude sur le sang des Insectes.

Dans le protoplasme de ces cellules sanguines, on observe quelquefois de grosses inclusions basophiles qui sont en même temps hématoxylino- et carmino-sidérophiles ; je n'y ai pas constaté la présence d'inclusions acidophiles et en particulier de granulations éosinophiles [2] ; en présence des kystes de ce Distome, il ne se produit donc pas d'éosinophilie [3], à l'inverse de ce qui existe le plus souvent chez les animaux supérieurs parasités par les Plathelminthes.

Sur les pièces fixées au picro-cupro-formol, je n'ai vu dans les leucocytes périkystiques aucune vacuole que l'on puisse interpréter comme vacuole de graisse. Il n'y a donc pas de dégénérescence graisseuse des leucocytes. Enfin, je n'ai pas observé de proleucocytes et d'oenocytoïdes parmi les cellules sanguines situées autour du kyste.

b) Fibres musculaires périkystiques.

A la partie supérieure de la couche des leucocytes qui se moulent sur le kyste, on remarque assez fréquemment, mais non pas d'une façon constante, quelques fibres musculaires striées qui entourent plus ou moins complètement le kyste. Ces fibres musculaires périkystiques proviennent des fibres musculaires péri-intestinales qui sont disposées ainsi qu'on le sait [4] autour de l'intestin du Dytique en trois groupes diversement répartis. Les fibres des deux premiers groupes sont adhérentes à l'intestin, les unes longent le tube digestif (*m. l.* fig. IV et VIII), les autres sont disposées en couronne tout autour de lui (*m. c.* fig. IV et VIII) ; le troisième groupe est constitué par des fibres groupées par paquets de trois à cinq (*f. m.* fig. IV et VIII), leur diamètre est plus grand que celui des fibres musculaires des deux premiers groupements ; elles ne sont pas, comme ces dernières, adhérentes à l'intes-

1. Les leucocytes appliqués contre la paroi du kyste sont souvent très étirés dans le sens de la longueur et leur étirement est parfois tel que leur noyau est à peine visible, une telle déformation ne permet naturellement pas de reconnaître les caractères histologiques de ces cellules ; les caractères propres aux leucocytes-phagocytes sont au contraire bien visibles chez les leucocytes non aplatis, et à l'observation, on constate qu'ils sont entièrement comparables aux leucocytes-phagocytes libres dans le sang de l'Insecte.

2. Paillot (1918-1919) vient de signaler chez les chenilles d'*Euproctes chrysorrhea*, infestées expérimentalement par lui au moyen du *Bacillus melolonthae liquefaciens γ*, l'apparition dans le sang de ces chenilles de leucocytes éosinophiles. Pour l'auteur, ce serait là, un résultat dû à la toxine secrétée par le bacille.

3. Il n'y avait pas non plus de leucocytes éosinophiles dans le sang du Dytique.

4. K.-S. Schneider (1907), fig. 126, p. 168 ; Berlese (1909), fig. 929, p. 743 ; Portier (1911-1912) Bounoure (1919).

tin ; d'une manière générale, elles longent le tube digestif de l'Insecte.

La figure VIII montre un faisceau de fibres musculaires (*m*, et *m'*,) qui contourne le kyste ; ces fibres émanent de petites fibres péri-intestinales circulaires et longitudinales (*m. c.* et *m. l.* fig. VIII) ; en examinant les coupes suivantes, on voit que la partie *m'* du faisceau musculaire se continue avec d'autres fibres musculaires qui rejoignent celles de l'intestin ; le kyste est donc dans ce cas nettement maintenu en place par les fibres musculaires péri-intestinales qui tendent ainsi à le rapprocher des parois intestinales.

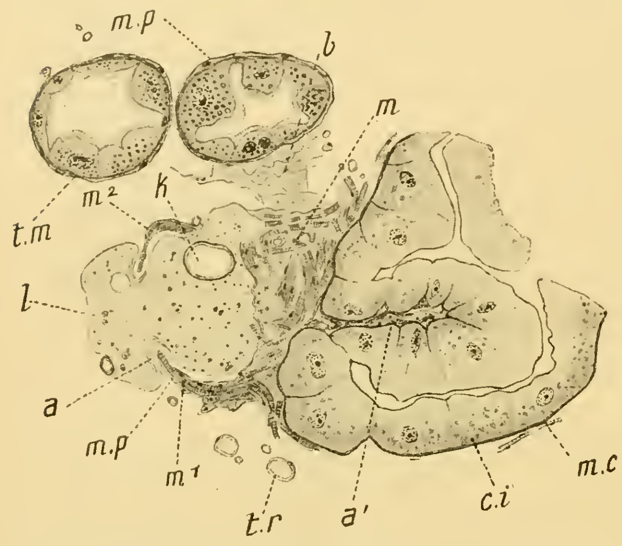


FIG. VII. Kyste *k* adhérent à la paroi rectale ; coupe transversale n'intéressant le kyste qu'à sa partie supérieure. Cette coupe est destinée à montrer la multiplication des fibres musculaires périintestinales *m*, au contact du kyste ; on voit en m^1 et m^2 deux faisceaux musculaires qui s'enfoncent de chaque côté du kyste et dépriment la masse des leucocytes *l* entourant le kyste; *a*, leucocytes comprimés. Autour des cellules intestinales *c. i*, en dehors du paquet de fibres musculaires *m* qui fixent le kyste à l'intestin, on ne voit que de rares fibres musculaires circulaires *m. c* ; en *b*, quelques éléments cellulaires rattachent la masse kystique à un tube de Malpighi *t. m* ; en *a'*, on remarque, au niveau de l'insertion du kyste à l'intestin, des fibres musculaires qui pénètrent dans un repli interne de cellules intestinales et vont prendre point d'appui contre ces cellules. *Gross. Leitz* 6 × 3, *c. cl*, coloration au carminofer; fixation : cupro-picro-formol acétique.

Sur la figure VII, qui, comme la précédente, est dessinée à la chambre claire (oculaire 6, objectif 3, Leitz), on voit un kyste (*k*) coupé à sa partie supérieure, entouré d'une abondante couche de leucocytes ; entre la couche leucocytaire et les cellules intestinales (rectum), existe un grand nombre de fibres musculaires périintestinales (*m*) qui relient la masse leucocytaire périkystique à l'intestin ; de ces fibres (*m*), partent deux faisceaux m^1 et m^2 qui contournent la couche des leucocytes et s'enfoncent de chaque côté à leur intérieur en déterminant sous leur pression un tassement des leucocytes proches ; il en résulte une sorte d'étranglement de la masse leucocytaire (*a*, fig. VII). En examinant les coupes postérieures à celle représentée ici, on constate qu'à un moment donné les faisceaux m^1 et m^2 se rejoignent comme dans le cas précédent ; le kyste se trouve donc, ici aussi, enchâssé par les fibres musculaires.

Il est à remarquer qu'en dehors du point d'attache du kyste à l'intestin, il n'existe autour de cette partie de l'intestin que de très rares fibres musculaires circulaires (*m. c.* fig. VII) ; en outre, on peut remarquer sur cette figure que les fibres musculaires (*m*) s'infiltrent (*a'*) entre les cellules d'une circonvolution intestinale et semblent prendre point d'appui sur la basale de ces cellules, renforçant encore, ainsi en quelque sorte, la fixation du kyste à la paroi externe du rectum.

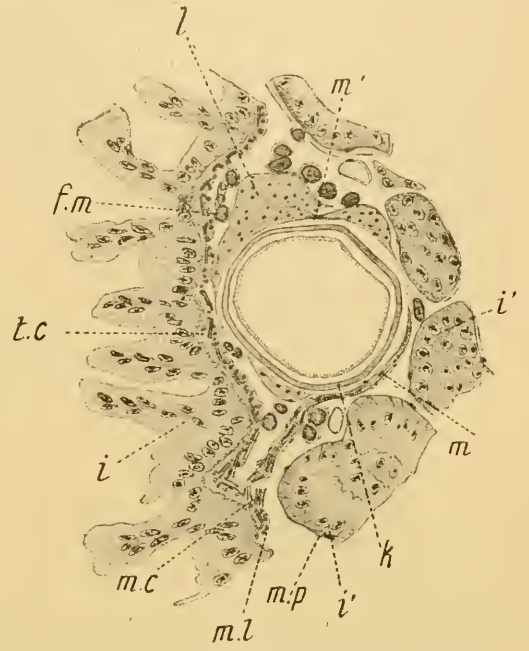


FIG. VIII. Kyste adhérent à la paroi du ventricule chylifique ; coupe transversale montrant un faisceau de fibres musculaires striées *m* et *m'* entourant le kyste ; *l*, leucocytes tassés autour de la membrane du kyste *k* ; *m. p*, membrane péritonéale périintestinale.

On peut constater sur cette coupe que la larve du Distome avant de s'enkyster est venue se loger entre les cryptes de régénération *i'* qui, en plus des fibres musculaires et des leucocytes, la maintiennent appliquée contre l'intestin..

Cette coupe montre également avec netteté la disposition des fibres musculaires périintestinales réparties en trois groupes : 1° *m. c*, fibres musculaires striées circulaires ; 2° *m. l*, fibres musculaires longitudinales ; 3° *f. m*, paquets de grosses fibres musculaires longitudinales non adhérentes à l'intestin et situées en dehors des précédentes. *c. cl. Même gross. et mêmes méthodes de fixation et de coloration que pour la figure* VII.

La constatation de telles fibres musculaires autour des kystes pourrait faire supposer, à juste titre, que quelques larves de Distome avant de s'enkyster, sont parvenues à se placer entre les fibres musculaires périintestinales et l'intestin, écartant ainsi ces dernières du tube digestif ; on pourrait à la rigueur interpréter de la sorte la présence des fibres musculaires périkystiques représentées dans la figure VIII. L'examen de la coupe montre qu'il ne peut en être ainsi ; on y voit, en effet, très nettement qu'il y a eu hyperformation de fibres musculaires au contact du kyste ; ces fibres musculaires étant très abondantes au point de contact du kyste avec l'intestin, alors qu'elles sont, au contraire, très rares autour du reste de cette portion de l'intestin.

Le néoformation des fibres musculaires périkystiques résulte de la présence du kyste même et semble due à une action spéciale des

toxines[1] rejetées par la larve du Distome enkystée. Les fibres néoformées paraissent se former et s'accroître par simple division des noyaux musculaires ; je n'ai jamais observé de mitose dans les noyaux de ces fibres.

c) Trachées.

Lorsque le kyste s'est formé non loin de trachées, celles-ci, réparties tout autour de lui, l'immobilisent plus ou moins. Mais on observe, dans certains cas, que les cellules trachéennes peuvent alors devenir le siège d'une multiplication nucléaire intensive. Une telle modification paraît tou-

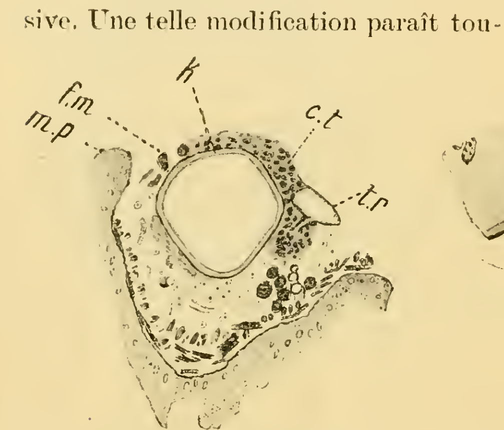


Fig. IX. Kyste *k* placé à l'embranchement d'un tronc trachéen *tr*. Coupe transversale; multiplication active des noyaux des cellules trachéennes *c, t*, au contact du kyste ; *m, p*, membrane péritonéale périintestinale ; *f m*, fibres musculaires.
Fibres musculaires périintestinales comme dans la figure VIII. *c. cl. Gross. et méthode de coloration comme pour la figure* VII.



Fig. X. Cette figure représente à un grossissement plus fort la calotte des cellules trachéennes *c. t*, qui, dans la coupe IX, se voit à la partie supérieure du kyste. Entre les troncs trachéens *tr* et *tr'* et la membrane du kyste *k*, on remarque un très grand nombre de noyaux qui, par place *n*, se montrent entassés les uns sur les autres. Ces noyaux proviennent de la multiplication des noyaux des cellules trachéennes dont il est impossible de distinguer les membranes propres.
Gross. ocul. 6. obj. 7 Leitz. c. cl.; coloration au carmino-fer, fixation au cupro-picro-formol acétique.

tefois ne devoir se manifester que rarement, car je ne l'ai rencontré très nettement qu'une seule fois. On peut ainsi voir, dans la figure IX, à la partie supérieure d'un kyste logé entre deux cryptes de régénération du ventricule chylifique, un amas de noyaux de cellules trachéennes, entourant d'une calotte sphérique la membrane du kyste. A l'examen à l'immersion, il est impossible de reconnaître les limites protoplasmiques propres à chaque cellule trachéenne ; les noyaux, souvent entassés les uns sur les autres (*n*, fig. X), sont uniformément répartis dans une masse

1. En admettant que l'infestion du Dytique ait eu lieu pendant la vie larvaire de l'Insecte, ainsi que je le crois, on s'explique très bien que les fibres musculaires périkystiques se soient formées durant la période nymphale au moment même de l'histogénèse des tissus de l'imago.

cytoplasmique commune renfermant quelques inclusions se colorant en gris par le carminofer, ainsi que de fines travées à peine visibles (*f*, fig. x) qui rappellent plus ou moins l'aspect de fines trachéoles dépourvues de chitine. Je n'ai pas observé de caryocinèses, et je pense que la multiplication des noyaux doit s'effectuer uniquement par division directe. Le tout apparaît comme formé par la fusion du protoplasme des cellules trachéennes en un syncitium où les noyaux de ces cellules se seraient multipliés activement. On assisterait ainsi secondairement à la formation d'une sorte de cellule géante dont les noyaux seraient répartis sans aucun ordre dans le protoplasme. Les contours externes de cette masse ne sont pas représentés sur la figure x, qui n'est que l'agrandissement d'une portion de la figure IX. On peut voir toutefois sur le côté droit de la figure x que la masse syncitiale peut être traversée par des trachées assez volumineuses (*t*). De telles formations anormales au contact de kystes ne peuvent s'expliquer que par l'action des toxines rejetées par les larves enkystées.

d) Membrane périkystique.

A la partie supérieure de la masse leucocytaire périkystique, et en dehors des fibrilles musculaires striées qui maintiennent le kyste fixé aux parois de l'intestin de l'Insecte, j'ai pu remarquer, assez fréquemment, une membrane très fine, formée généralement d'une seule assise de cellules ; cette membrane limite extérieurement les éléments qui rattachent le kyste à l'intestin, et se trouve ainsi en contact direct avec le sang de l'Insecte. Je désigne cette limitante externe du nom de *membrane périkystique* (*m. k.* fig. IV et VI, $m. k^2$. fig. V) ; elle peut présenter parfois plusieurs cellules plurinucléées (fig. IV et V), et il m'a été possible de compter dans une de ces cellules jusqu'à 14 noyaux. Après la méthode de coloration au carminofer, les parois des cellules de la membrane périkystique se colorent en gris plus foncé que le protoplasme des leucocytes qui sont accolés au kyste et se différencient ainsi nettement des amas leucocytaires périkystiques ; par la méthode des quatre colorants électifs [1], la membrane périkystique se teint fortement en vert, par le vert lumière ; mais c'est après la méthode de coloration trichromique [2] de P. Masson qu'elle apparaît le mieux.

Dans cette méthode, les membranes des cellules qui la constituent

1. Hollande (1912).
2. Bleu d'aniline, fuchsine S., hématoxyline au fer.

sont colorées fortement en bleu par le bleu d'aniline [1], tandis que le protoplasme de ces cellules se teint légèrement en rouge par la fuchsine.

Il est assez difficile de reconnaître l'origine d'une telle membrane ; je pense qu'elle se forme aux dépens des cellules qui constituent la membrane péritonéale [2] que l'on voit très nettement autour de l'intestin, et plus particulièrement autour des cryptes de régénération (fig. VIII et IX, *m. p.*) et des tubes de Malpighi.

Par les méthodes trichromiques de P. MASSON, et des quatre colorants électifs, les cellules de la membrane péritonéale ont, en effet, leurs propres membranes colorées respectivement en bleu et en vert, comme celles des cellules de la membrane périkystique.

De plus, au niveau de l'intestin, en dehors de certaines fibres musculaires péri-intestinales (petites fibres circulaires et longitudinales), on peut également différencier par les deux méthodes précédentes les cellules de la membrane péritonéale. J'ai pu contater que, non loin des kystes, ces cellules renfermaient parfois plusieurs noyaux (fig. VI $m. k^1$.), ainsi que cela s'observe pour les cellules de la membrane périkystique. Je pense donc, pour ces différentes raisons, que la membrane périkystique doit se former aux dépens des cellules de la membrane péritonéale.

La membrane périkystique que je viens de décrire n'existe pas d'une façon constante autour de chaque kyste ; il semble que les kystes les plus récemment formés, c'est-à-dire ceux autour desquels on ne voit que des amas de leucocytes sans fibres musculaires, en soient seuls dépourvus.

La présence d'une membrane périkystique et de fibres musculaires striées tout autour du kyste, apparaît ainsi comme l'indication d'un processus de réaction lent à se manifester et tendant à isoler de plus en plus le parasite du reste de l'organisme de l'insecte.

c) CRYPTES DE RÉGÉNÉRATION ET TUBES DE MALPIGHI.

Au niveau du ventricule chylifique, les kystes sont enfouis sous les cœcums périphériques formés par les cryptes de régénération et sont ainsi maintenus en place d'une façon passive (fig. VIII). Le long de l'intestin postérieur, les kystes sont également maintenus plus ou moins appliqués contre les parois de l'intestin par les tubes de Malpighi. De telles actions

1. Par le trichromique de P. MASSON, les membranes de sarcolemme des muscles se colorent également en bleu intense, le muscle étant coloré en rouge ; avec la méthode des quatre colorants électifs, la membrane du sarcolemme apparaît en vert très vif, les muscles étant colorés en jaune ou en gris.

2. Endothélium péritonéal de PORTIER (loc. cit. p. 114).

mécaniques ne peuvent naturellement résulter que de l'emplacement choisi par la larve, avant son enkystement.

Ce n'est donc que très secondairement, comme on le voit, que les cryptes de régénération et les tubes de Malpighi participent à la fixation des kystes aux parois de l'intestin du Dytique.

Aucun processus morbide ne paraît être exercé par les sécrétions des larves de Distome sur les cryptes de régénération.

Nous allons voir qu'il en est peut-être autrement vis-à-vis des cellules malpighiennes.

B. Les toxines sécrétées par les larves du Distome enkystées ont-elles une action nocive sur les cellules de l'organisme de l'Insecte, en dehors des éléments au contact direct des kystes ?

En dehors des réactions pathologiques qui siègent autour des kystes (néoformation des fibres musculaires, présence de cellules plurinucléées de la membrane périkystique, multiplication des noyaux des cellules trachéennes), la présence des larves de Distome, chez l'individu mâle de *Dytiscus marginalis* parasité, ne paraît pas avoir occasionné d'actions nocives importantes sur les divers tissus de l'organisme de l'Insecte. Certaines anomalies constatées chez quelques cellules adipeuses et malpighiennes semblent néanmoins dues à leurs toxines.

1° Cellules digestives et muscles. — Les cellules digestives de l'œsophage, du ventricule chylifique, de l'intestin postérieur, du rectum en particulier, si riche en kystes, ne présentent aucune dégénérescence pathologique.

A l'examen histologique, les muscles du corps de l'Insecte paraissent normaux, ce qui correspond à l'agilité de l'insecte au moment de sa capture ; cette agilité, de même que son vol rapide avant sa capture, indiquent nettement qu'il n'existait aucune apténie, contrairement à ce que l'on observe chez certains Insectes parasités (Kunckel d'Herculais, 1894 ; Hollande, 1919).

2° Cellules adipeuses. — Les réserves de graisse des cellules adipeuses paraissent légèrement diminuées ; on ne constate aucune caryocinèse des noyaux de ces cellules, comme cela se voit chez les cellules adipeuses des Insectes envahies par divers endoparasites (microsporidies, bacilles, etc.) (de Sinéty, 1901 ; Mercier, 1907 ; Mrazek, 1910 ; Debaisieux, 1919).

Néanmoins certaines cellules présentent des noyaux [1] en voie de division amitosique (fig. XI *c*, *d*, *e*), et on rencontre, — rarement cependant — des cellules renfermant plusieurs noyaux (deux à quatre) (*b*, fig. XI). Plus fréquemment, on remarque des cellules adipeuses ayant un noyau hypertrophié et très riche en chromatine (*a*, fig. XI) ; dans ce cas, le volume du protoplasme de la cellule peut être alors augmenté. Les noyaux hypertrophiés peuvent atteindre 24 μ et plus, tandis que les dimensions des noyaux normaux ont en moyenne 8 à 12 μ. Il semble rationnel d'admettre que de telles modifications nucléaires résultent de l'action des toxines du parasite rejetées dans le sang de l'Insecte.

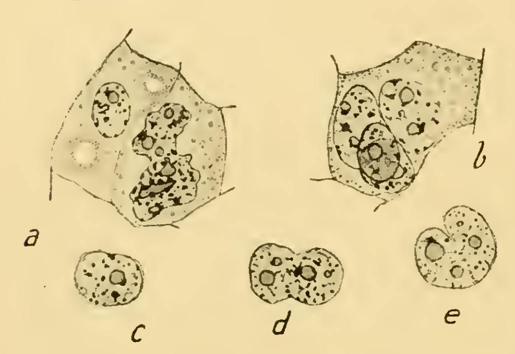


FIG. XI. *a*, une cellule adipeuse avec son noyau hypertrophié ; *b*, une cellule adipeuse renfermant quatre noyaux *c*, noyau normal d'une cellule adipeuse; *d* et *e*, noyaux de cellules adipeuses en voie de division amitosique ; *c. cl. gross.* 6 × 1.40 *Zeiss. Coloration de* MANN.

3° NÉOTÉNIE ET MÉTHATHÉLIE. — Si l'on suppose, comme cela semble probable, que l'infestion du Dytique par les Distomes a dû s'effectuer durant la vie larvaire du coléoptère, il semble qu'il n'y ait pas eu de retard du fait de la présence des parasites, dans le développement des divers organes de l'insecte ; en d'autres termes, il n'y a pas eu néoténie [2] au sens de GIARD (1887).

L'infestion du Dytique à l'état larvaire indiquerait également, du fait que la larve a pu parvenir à l'état d'imago, que les toxines des Distomes n'ont pas eu d'action destructive sur les histoblastes de la nymphe du Dytique ; en d'autres termes, qu'il n'y a pas eu métathélie, contrairement à ce qu'ont observé SCHNEIDER (1885) chez les larves de Culicides parasitées par les *Mermis* et plus spécialement STRICKLAND (1911) chez les larves de simulies également parasitées par des *Mermis*.

4° TUBES DE MALPIGHI. — Chez le Dytique parasité, les tubes de

1. PANTEL (1913) a signalé déjà chez des *Leptynia* hébergeant des *Thrixion* des cellules adipeuses ayant trois noyaux à chromatine en mouvement.

2. Pour PANTEL (1913), la présence de noyaux en caryocinèse dans les cellules adipeuses des Insectes imagos parasités pourraient s'expliquer par le fait d'un retard apporté dans le développement de leur tissu adipeux larvaire, ce tissu présentant des figures caryocinétiques seulement chez les larves et non chez les adultes. Cette opinion qui peut être vraie lorsque l'Insecte est infesté par des parasites n'attaquant pas directement les cellules adipeuses, ne paraît pas se justifier, d'après les observations de MRAZEK (1910) et d'autres auteurs, lorsqu'il s'agit d'endoparasites cellulaires, tels que les microsporidies.

Malpighi montraient une suractivité fonctionnelle se traduisant par la formation abondante de jeunes éléments cellulaires ; les petites cellules sécrétrices en voie de formation étaient reconnaissables à leurs noyaux (fig. XII) très petits (6 μ environ) [1] situés non loin de la membrane basale [2] (tunique propria des auteurs) des tubes de Malpighi, à l'intersection même de deux cellules excrétrices entièrement développées.

Normalement, les cellules des tubes de Malpighi de l'imago du Dytique marginé ne paraissent avoir, comme chez la majorité des Insectes, qu'un seul noyau ; chez le Dytique infesté, j'ai souvent pu observer des cellules malpighiennes ayant deux et même trois noyaux (fig. XII) ; ces cellules à deux et trois noyaux se retrouvent aussi bien chez les cellules jeunes que chez les cellules âgées.

Peut-être ne faut-il considérer la production de telles cellules multinucléées [3] que comme due uniquement, en dehors de toute action pathologique, à une hyper-activité fonctionnelle de certains tubes de Malpighi, où s'effectuerait une trop rapide production d'éléments jeunes. Mais ne se peut-il pas également que les toxines rejetées par les larves enkystées du Distome et éliminées par les tubes de Malpighi puissent avoir une action sur l'apparition de cellules malpighiennes à plusieurs noyaux, si toutefois encore de telles cellules multinucléées ne peuvent se rencontrer à l'état normal chez l'insecte considéré. Cela paraît d'autant plus possible que nous avons déjà vu que les toxines sécrétées par les larves de Distomes étaient capables de déterminer l'apparition de cellules multinucléées lors de l'étude de la

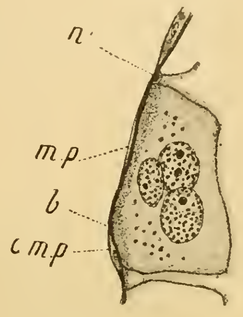


FIG. XII. Une cellule d'un tube de Malpighi à trois noyaux; *n'*, jeune cellule malpighienne dont le noyau seul est bien visible ; *b*, basale (membrane propria) du tube de Malpighi ; *m. p.* membrane péritonéale ; *c. m. p.* une cellule de la membrane péritonéale. *Gross.* 360. *c. cl. Coloration au carmino-fer.*

1. Les noyaux des cellules normales et entièrement développées des tubes de Malpighi atteignent jusqu'à 24 et 26 μ.

2. Il existe une membrane péritonéale très nette autour des tubes de Malpighi de l'imago du *Dytiscus marginalis.* De telles membranes péritonéales ont déjà été signalées comme faisant partie de la structure des tubes de Malpighi et Berlese dans son Traité sur les Insectes en donne des figures très nettes (p. 786). Je souligne ici, en note, la membrane péritonéale qui entoure les tubes de Malpighi du Dytique, car la présence de telles membranes péritonéales autour des tubes de Malpighi chez les Insectes est loin d'être admise par tous les auteurs ; J. PANTEL 1914), entre autres, dit à ce sujet que la « membrane péritonéale des tubes de Malpighi est un mythe pour beaucoup d'entomotomistes ». (Loc. cit. page 405, *in la cellule*, T. XXIX, 3e fascicule.)

3. BERLESE dans son traité sur les Insectes indique qu'il a observé chez une larve de *Locusta viridissima* des tubes de Malpighi ayant des cellules à deux noyaux, tandis que chez l'imago du même insecte les cellules des tubes de Malpighi n'ont qu'un noyau (fig. 975, p. 788, *Gli Insetti* 1, 1909). Je ne sais si les tubes de Malpighi de la nymphe du Dytique marginé ont deux et trois noyaux ; si cela était, peut-être faudrait-il voir une néoténie dans la présence des cellules malpighiennes à 2 et 3 noyaux chez l'imago de cet insecte, ce que je ne pense pas.

membrane périkystique et des cellules trachéennes situées au contact des kystes.

5° Testicules. — Les testicules du Dytique infesté étaient normaux ; leurs éléments cellulaires ne montraient aucun signe de dégénérescence. Malgré l'infestion intense du Coléoptère, il n'y a donc pas eu ici de castration parasitaire indirecte. Cela n'a pourtant rien d'anormal, du fait du bon état de conservation des cellules adipeuses de ce Dytique. Pantel (1913) admet, en effet, que, lorsque le tissu adipeux de l'insecte n'est pas altéré, il n'y a pas de castration indirecte parasitaire, la castration ne se produisant d'après cet auteur que lorsqu'il n'y a pas un apport suffisant aux gonades des matières nutritives et en particulier des substances grasses.

Conclusions.

La présence de larves de Distome enkystées, chez le Dytique marginé mâle examiné, ne détermine en résumé qu'une action novice faible sur l'organisme de l'Insecte, et cela bien que les larves parasites soient en assez grande quantité (plus de 65) ; il semble que les organes excréteurs du coléoptère soient capables d'éliminer, au fur et à mesure de leur production, les toxines rejetées par les Distomes. Une telle élimination se manifesterait par la production d'un grand nombre de jeunes éléments cellulaires dans les tubes de Malpighi ; certains de ces éléments pouvant présenter plusieurs noyaux.

Les cellules adipeuses de l'Insecte — à part peut-être une légère diminution de leurs réserves — ne sont pas, en général, modifiées. Néanmoins, on observe quelques-unes d'entre elles dont les noyaux sont en division amitosique, d'autres renferment plusieurs noyaux (jusqu'à quatre), et enfin, mais rarement, certaines de ces cellules, les plus affectées assurément par les toxines répandues dans le sang de l'Insecte, ont un noyau fortement hypertrophié et souvent bourgeonnant.

Les tissus de l'organisme de l'insecte sont surtout affectés au niveau même des kystes ; les réactions produites aboutissent à la fixation des kystes aux parois du tube digestif par la production d'éléments néoformés, qui prennent sans doute naissance sous l'influence des toxines rejetées par les larves du Distome. Parmi les néoformations que l'on observe autour des kystes, on note principalement : 1° un épais manteau de leucocytes-phagocytes demeurant vivants, en dehors de toute autre sorte de leucocytes (proleucocytes, œnocytoïdes) ; il n'y a pas production

d'éosinophiles ; 2° des fibres musculaires dérivées des fibres musculaires périintestinales qui, pouvant pénétrer au travers de la masse leucocytaire, contournent le kyste et le rattachent aux parois du tube digestif ; 3° une membrane périkystique, produite, vraisemblablement aux dépens de la membrane péritonéale ; cette membrane périkystique vient limiter extérieurement les néoformations siégeant autour du kyste du Distome et isolent en quelque sorte le kyste du reste de l'organisme de l'insecte.

Tous les éléments formés autour du kyste, tout en contribuant à sa fixation aux parois du tube digestif de l'Insecte, n'entravent pas le passage des matières nutritives nécessaires à la vie de la larve du Distome enkystée ; en outre, la couche leucocytaire périkystique, formée de leucocytes-phagocytes vivants, arrête et neutralise en partie par les antitoxines produites par les leucocytes, les toxines sécrétées par la larve enkystée. L'organisme de l'Insecte peut, de la sorte, tolérer en lui la présence d'un parasite vivant qui, quoique représenté par un grand nombre d'individus, est rendu par ce procédé à peu près inoffensif ; l'Insecte peut, dès lors, continuer à vivre longtemps. La possibilité pour lui d'être happé et avalé par un animal insectivore convenable au développement du Distome se trouve, de ce fait, augmentée ; les chances d'une transformation future des larves enkystées en Distomes adultes en sont ainsi d'autant accrues.

(*Laboratoire de Zoologie et de Parasitologie. Faculté de pharmacie de Nancy*).

AUTEURS CITÉS

1909. Berlese (A.). Gli insetti. (*Milano Societa editrice Libraria*, Vol. I.)

1919. Bounoure (L.). Aliments, chitine et tube digestif chez les Coléoptères. (*Collection de Morphologie dynamique. Paris.*)

1901. Bordas (L.). Morphologie de l'appareil digestif des dytiscides. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, CXXXIII, p. 1580-1582.)

1913. — Le gésier des Dytiscides. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, p. 1703-1705.)

1910. Brindley (H.-H.) et Potts (F.-A.). The effects of parasitic castration in Insects. (*Science, new. ser. vol.* XXXII.)

1896. Cuénot (L.). Etudes physiologiques sur les Orthoptères. (*Arch. de Biologie*, T. XIV.)

1919. Debaisieux (P.). Hypertrophie des cellules animales parasitées par des Cnidosporidies. (*C. R. Soc. Biologie.* T. LXXXII, n° 23. Juillet.)

1918. Duboscq (O.). Selysina perforans Dub. Description des stades connus du sporozoaire de Stolonica avec quelques remarques sur le pseudovitellus des statoblastes et sur les cellules géantes. (*Archives Zoologie expér. et génér.* T. LVIII. fasc. I, Décembre.)

1887. Giard et Bonnier (J.). Contributions à l'étude des Bopyriens. (*Trav. de l'Institut Zoolog. de Lille et du Laboratoire de Zool. mart. de Wimereux*, T. V.)

1909. Hollande (A.-Ch.). Contribution à l'étude du sang des Coléoptères. (*Arch. Zoologie expériment. et génér.*, Vol. XIII, n° 5.)

1911. — Etude histologique comparée du sang des insectes à hémorrhée et des insectes sans hémorrhée. (*Arch. Zoologie expér. et génér.* T. VI, n° 9.)

1912. — Différenciation chromatique des éléments de la cellule par quatre colorants électifs. (*Arch. Zoologie expérim. et génér.*, T. X, *Notes et Revue.*)

1914. — Les cérodécytes ou « œnocytes » des insectes considérés au point de vue biochimique. (*Arch. Anat. microscopique*, T. XVI, n° 25.)

1916. — Coloration noire des coupes histologiques, par l'emploi du chloro-carmin à l'alun de fer. (*C. R. Soc. Biol.*, T. LXXIX, juillet.)

1918. — Enrichissement du liquide fixateur de Bouin en acide picrique par addition d'acétate neutre de cuivre. (*C. R. Soc. Biologie*, T. LXXXI, janvier.)

1894. Kunckel d'Herculais. Les diptères parasites des Acridiens ; les muscides vivipares à larves sarcophages. Apténie et castration parasitaire. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, T. CXVIII.)

1907. Léger (L.). Les schizogrégarines des Trachéates. I. — Le genre Ophyocystis (*Arch. fur. Protistenkunde* Bd VIII, p. 159.)

1857. Leukart (R.). Neue Beiträge sur Kenntniss des Baues und der Lebensgeschichte der Nematoden. (*Abhandl. d. König. Sächs. Gesellsch. d. Wiss Mathem. Phys. Classe*, Bd XIII.)

1918. Levaditi. Action leucotoxique du Streptocoque des plaies de guerre. Considérations sur le mécanisme de la phagocytose. (*C. R. Soc. Biologie* 1918, T. LXXXI. p. 1064.)

1912. Masson (P.). Méthode de coloration trichromique de Pierre Masson. (*Bull. Soc. anatomique. Cité par* Langeron.)

1907. Mercier (L.). Sur la mitose des cellules à Bacillus cuenoti. (*C. R. Ac. Sc. Paris*, T. CXLV.)

1908. — Néoplasie du tissu adipeux chez les Blattes (*Periplaneta orientalis L.*) parasitées par une microsporidie. (*Arch. f. Protistenk*, Bd II.)

1910. Mrazek (A.). Sporozoenstudien. (*Arch. für Protistenkünde*, Bd XVIII.)

1892. Metchnikoff (E.). Leçons de la pathologie comparée de l'inflammation. (*Paris*, 1892.)

1919. Paillot (A.). Coccobacilles parasites des chenilles de *Pieris brassicae*. (*C. R. Ac. Sc.*, T. CLXVIII, mars 1919, p. 476.)

1918. — Coccobacilles nouveaux parasites du Hanneton. (*C. R. Ac. Sc.*, T. CLXVII, 23 décembre 1918, p. 1046.)

1898. Pantel (J.). Le Thrixion halidayanum Rond., essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. (*La Cellule*, T. XV.)

1910. — Recherches sur les diptères à larves entomobies. I. Caractères parasitiques au point de vue biologique et histologique. (*La Cellule*, T. XXVI.)

1913. — Recherche sur les Diptères à larves entomobies. II. Les enveloppes de l'œuf avec leurs dépendances, les dégâts indirects du parasitisme. (*La Cellule*, T. XXIX.)

1914. — Signification des « glandes annexes » intestinales des larves des « Ptychopteridae » et observations sur les tubes de Malpighi de ces Nématocères (larves et adultes). (*La Cellule*, T. XXIX, p. 393.)

1886. Pérez (J.). Des effets du parisitisme des Stylops sur les Apiaires du genre *Andrena*. (*Arch. Soc. linn. Bordeaux*, Vol. XL.)

1911-1912. Portier (P.). Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. (*Arch. Zool. expérim.* [5e série], T. VIII.)

1885. Schneider (A.). Ueber die Entwickelung der *Sphaerularia Bombi*. (*Zool. Beitr.* V, Schneider, Bd I.)

1908. Schneider (K.-C.). Histologisches Praktikum der Tiere. (*Iena Verlag*. G. Fischer.)

1901. Sinéty (R. de). Recherches sur la biologie et l'anatomie des phasmes. (*Thèses de Paris*, Lierre 1901.)

1911. Strickland (E.-H.). Some parasites of *Simulium* Larvae and their effects on the Development of the Host. (*Biol. Bull.*, Vol. XXII.)

1910. Sulck (K.). « Pseudovitellus » und ähnliche gewebe der Homopteren und vohnstätten symbiotischer saccharomyceten. (*Sitzungsberichte der Königl. Böhm. Gessellsch. der Wissensch. in Prag.*)

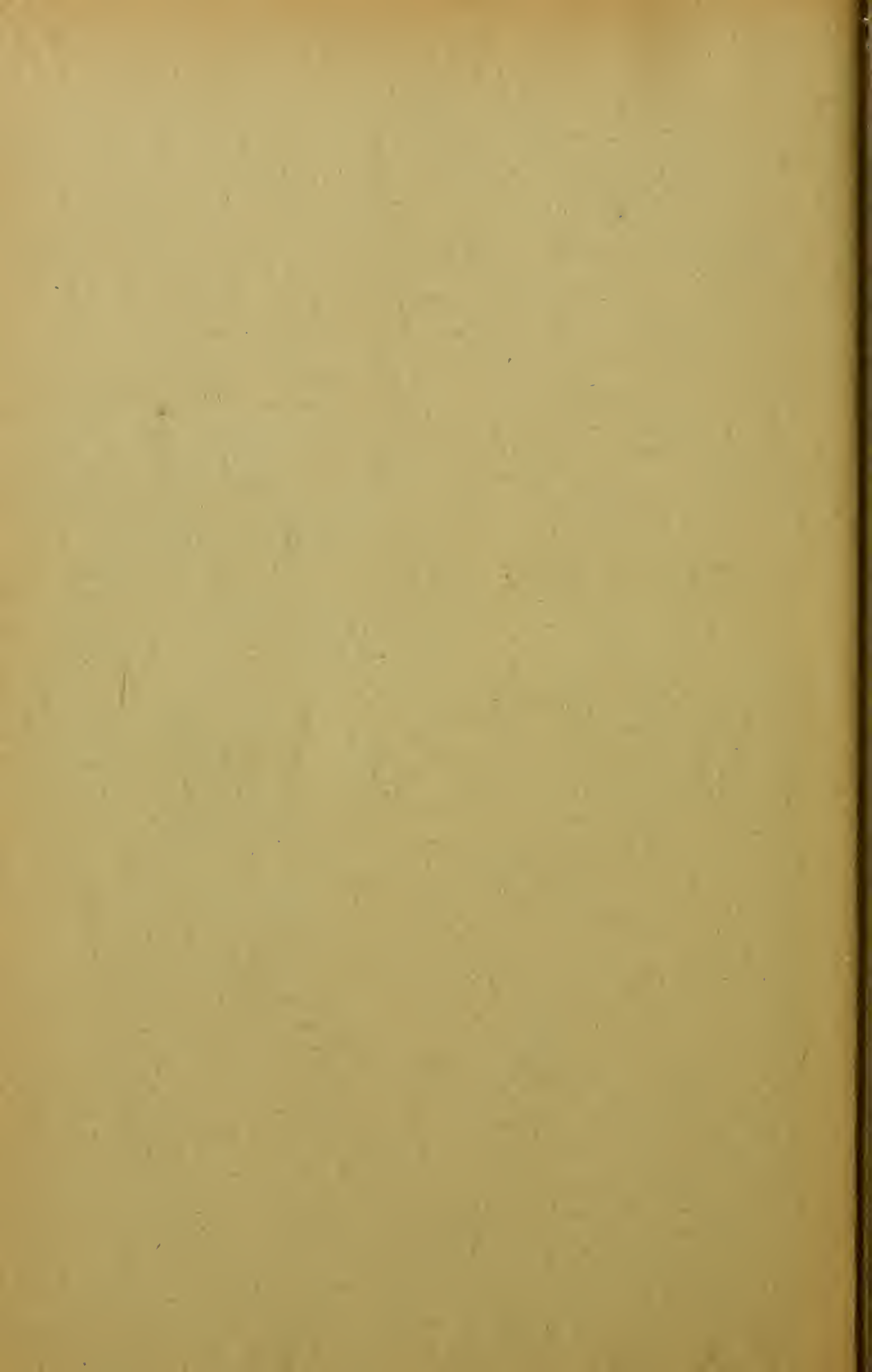
1910. Wheeler (W.-M.). The Effects of parasitic and other kinds of castration in Insects. (*Journ. exper. Zool.*, Vol. VIII.)

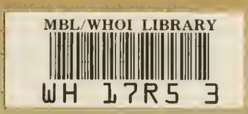











MBL/WHOI LIBRARY
WH 17R5 3

